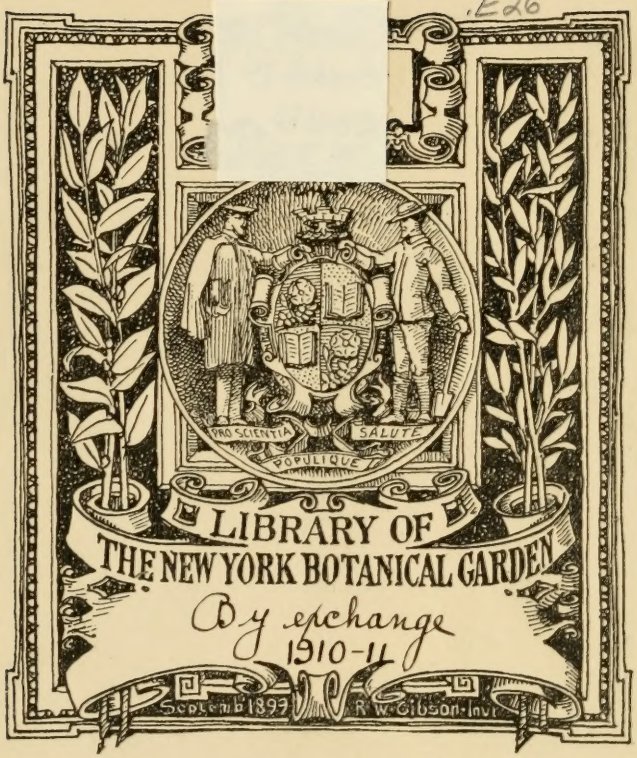
XR
.E26


PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
By exchange
1910-11
Septemb 1899
R W Gibson Invt

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries,
L. Vuyck et F. A. F. C. Went.

Volume VII.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1910.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

W. Burck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries,
L. Vuyck et F. A. F. C. Went.

Volume VII.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1910.

YR
.E22
v. 7-8
1910-11

SOMMAIRE.

Articles:

TH. WEEVERS. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside. Fortsetzung 1
Dr. S. H. KOORDERS. Die Epacridaceae von Java 63
Dr. S. H. KOORDERS. Die Pandanaceae von Java. Versuch einer phytogeographischen und systematischen Revision der Pandanaceae von Java 70
Dr. J. A. LODEWIJKS Jr. Zur Mosaikkrankheit des Tabaks . . 107
J. KUIJPER. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Mit Tafel I, II, III. . . . 131
C. J. RUTTEN—PEKELHARING. Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Mit Tafel IV, V, VI und VII 241

Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside.

Fortsetzung.

von

Th. WEEVERS.

LIBR
NEW
BOTAN
GARD

Im Jahre 1903 erschien in den Jahrbüchern für Wissenschaftliche Botanik von meiner Hand eine Arbeit über die physiologische Bedeutung einiger Glykoside. Die Untersuchung wurde angestellt mit *Salix species* ins besondere *Salix purpurea* L. und mit *Aesculus Hippocastanum* L., und es zeigte sich, dass sowohl das Salicin wie die Glykoside der Rosskastaniensamen als Reservestoffe zu betrachten sind; ersteres wird beim Austreiben der Knospen konsumiert, letztere verschwinden während der Keimung.

Beim Austreiben der *Salix purpurea* L. erscheint Saligenin, was auf eine Spaltung des Salicins, welche dem Verbrauch vorangeht, hindeutet; die Quantität ist jedoch so klein, dass ein anderer Stoff das endgültige, aromatische Spaltungsprodukt des Salicins sein muss und als solches betrachtete ich das Catechol. Dieser Phenolkörper kommt in allen Teilen der *Salix purpurea* vor und wie quantitative Untersuchungen ergaben, verhalten sich die Mengen Salicins und Catechols im entgegengesetzten Sinne; wenn das Salicin abnimmt, so nimmt das Catechol zu und umgekehrt; in einigen Fällen verhalten sich beide Veränderungen wie die Molekulargewichte. Durfte ich daher nicht sagen, dass das Catechol, nach der Spaltung des Salicins und Abgabe der daraus entstandenen Glukose an weiter

3 - 1910

gelegenen Zellen, in jeder Zelle lokalisiert bleibt und wieder neu zugeführte Glukose zu neuem Salicin bindet, also Pfeffers Hypothese bestätigt, dass die Verbindungen der Benzolderivate mit Kohlenhydraten zur Bildung schwer diosmierender Stoffe dienen; casu quo das Catechol aus dem Transportstoff Glukose den nicht diosmierenden, transitorischen Reservestoff Salicin bildet? Es war jedoch wünschenswert durch weitere Untersuchungen die Richtigkeit obenstehender Hypothese zu prüfen und auch mit anderen Objekten zu arbeiten, überdies mehrere Fragen zu lösen, die sich bei der Arbeit mit *Salix purpurea* aufgeworfen hatten. So blieb zum Beispiel die Bedeutung des Populins, eines Glykosids, das in *Populus* und ebenfalls in mehreren *Salix* Arten vorkommt noch völlig unbekannt und gelang es mir damals nicht ein Enzym aus *Salix purpurea* zu isolieren, das eine Spaltung des Salicins hervorrufen konnte, obschon mehrere Beobachtungen auf das Vorhandensein eines derartigen Enzyms hinwiesen.

Ich habe daher meine Untersuchungen fortgesetzt, aber mit andern Arbeiten beschäftigt, konnte ich die Resultate leider nicht so schnell veröffentlichen, als ich gewünscht hatte.

Hydrochinon-Glykoside.

In mehreren Genera der Ericaceae kommen Arbutin und Methylarbutin neben einander vor. Zuerst wurden sie von Kawalier[1]) entdeckt in den Blättern von *Arctostaphylos uva ursi* Spr. Später wurde es in *Chimophila umbellata* Nutt.[2]), *Vaccinium Vitis idaea* L.[3]), *Gaultheria procumbens Salisb.* und *Epigea repens* L.[4]), *Arctostaphylos glauca Lindley*[5])

1) Kawalier, Lieb. Ann. der Pharm. und Chem. 82.
2) C. Zwinger und Himmelmann, Liebig, Ann. 129.
3) E. Claassen, Am. Journ. of Pharm. XLII. 1870.
4) J. Oxley, „ „ „ „ XLIV. 1872.
5) J. H. Flint, „ „ „ „ XLV. 1873.

nachgewiesen und ebenfalls in *Pyrola species* [1]), *Rhododendron maximum* L., *Kalmia angustifolia* L., *Calluna vulgaris* L., *Ledum palustre* L.

Jedoch fehlen sie auch in vielen Species, z. B. gelang mir in *Vaccinium Myrtillus* L. und *Erica Tetralix* L. der Nachweis nicht.

Beide Glykoside erhält man aus dem Gewebe durch wiederholtes Extrahieren mit heissem Wasser. Der Extrakt wird mit Bleiacetat versetzt, dessen Uebermass durch Schwefelwasserstoff entfernt wird. Beim Einengen der Flüssigkeit kristallisieren beide Glykoside aus in langen, farblosen Nadeln. Schmelzpunkt Arbutin 160°—170°. Von Methylarbutin 142°.

Arbutin ist schwer löslich in kaltem Wasser und Aether, leicht löslich in Alkohol und heissem Wasser; Methylarbutin ist in kaltem Wasser besser löslich. Beide reduzieren die Fehlingsche Lösung nicht.

Von verdünnten Säuren werden beide Stoffe gespaltet; das Arbutin in Hydrochinon und Glukose, das Methylarbutin in Methylhydrochinon und Glukose.

Die Anwesenheit des Arbutins ist nicht so leicht nachzuweisen, weil die Blaufärbung in wässeriger Lösung mit $FeCl_3$ nicht sehr charakteristisch ist und die Reaktion von Jungmann Blaufärbung durch Phosphormolybdänsäure in alkalischer Lösung ebenfalls durch Hydrochinon verursacht wird. Am besten erkennt man daher die Glykoside, nach vorhergehender Spaltung, mittels Säuren, an ihren aromatischen Spaltungsprodukten, dem Hydrochinon und Methylhydrochinon, wofür mehrere zuverlässige Reaktionen vorliegen.

In vielen dieser Objecte wird von einigen Autoren ebenfalls das Vorkommen freien Hydrochinons erwähnt [2]) und

---

1) E. Smith, Am. Journ. of Pharm. 1881.
2) O. Hesse, Lieb. Ann. Bd. 290. 1896, fand in den Blüten der *Protea mellifera* 2—5 % Hydrochinon.

das war gerade der Umstand, der mich veranlasste die arbutinhaltigen Pflanzen in Untersuchung zu nehmen, weil er gute Erwartungen gab, dass man hier die Hypothese Pfeffers über die Bedeutung der Benzolderivate für den Stoffwechsel prüfen konnte.

Hydrochinon (Paradioxybenzol) und Methylhydrochinon sind gut löslich in Wasser, Alkohol und Aether und bilden keine Niederschläge mit Bleiacetat; sie sind also am besten aus den Pflanzenteilen zu erhalten, wenn man diese auszieht mit heissem Wasser, den Extrakt einengt und mit Aether ausschüttelt. Der Aetherextrakt wird abdestilliert und der Rückstand mit heissem Wasser aufgenommen, mit einigen Tropfen Bleiacetat versetzt und abfiltriert. Das Filtrat wird dann aufs Neue mit Aether ausgeschüttelt und den Aetherrückstand bilden die fast farblosen Krystalle des Hydrochinons und Methylhydrochinons. Beide Phenolkörper sind mittelst Benzol leicht zu trennen, weil Hydrochinon darin praktisch unlöslich ist, Methylhydrochinon jedoch sehr gut löslich.

Zur Identifizierung des Hydrochinons wurde der Aetherrückstand sublimiert, und am meisten die Reaktion mit Kaliumnitrit und Essigsäure benutzt, wodurch es zum Chinhydron oxydiert wird. Das Chinhydron bildet braune bis schwarze, in auffallendem Lichte grünlich metallglänzende Prismen; sie polarisieren stark mit gerader Auslöschung und haben einen starken Dichroismus: in durchgehendem Lichte schwarz bis schokolade-braun, in reflektiertem Licht schwarz bis grün [1]). Ebenfalls benutzte ich die Reaktion mit Naphtochinon, schöne Dendrite und rhombische Tafeln, welche prächtigen Dichroismus von blassgelb zu blutrot zeigen [2]).

1) H. Behrens, Mikrochemische Analyse organischer Verbindungen. Heft I, S. 23.
2) Idem, Heft I, S. 48.

Das Methylhydrochinon gibt mit $FeCl_3$ kein Chinhydron.

Für meine physiologischen Untersuchungen waren quantitative Bestimmungen des Hydrochinons und Arbutins (Methylhydrochinon und Methylarbutin) eine unerlässliche Bedingung und es war deshalb notwendig eine derartige Bestimmungsmethode auszuarbeiten.

Auf Vorschlag Prof. N. Schoorl's benutzte ich die Eigenschaft des Hydrochinons und Methylhydrochinons die Fehlingsche Lösung zu reduzieren. Die Schoorlsche Glukose Bestimmung [1]), wobei das nicht reduzierte Quantum Kupfersulfat durch eine Jodtitration bestimmt wird, war hier unbrauchbar; die Grenze ist absolut unscharf, sogar wenn die Bestimmung in einer Kohlensäureatmosphäre vorgenommen wird. Das Verfahren von Allihn mit Asbestfilterröhrchen leistete jedoch vorzügliche Dienste.

Ausgehend von abgewogenen Mengen reinen Hydrochinons stellte ich nachstehende Tabelle her. Die Flüssigkeit wurde 2 Minuten gekocht, dann heiss filtriert.

4	mg.	gefundenen	Kupfers	entsprechen	1.4	m.	Hydrochinon.
16	„	„	„	„	2.8	„	„
20	„	„	„	„	5.6	„	„
24	„	„	„	„	8.3	„	„
32	„	„	„	„	11.0	„	„
40	„	„	„	„	13.7	„	„
48	„	„	„	„	16.5	„	„
57	„	„	„	„	19.4	„	„
66	„	„	„	„	22.2	„	„
75	„	„	„	„	25	„	„
84	„	„	„	„	27.8	„	„
95	„	„	„	„	30.5	„	„
104	„	„	„	„	33.3	„	„
114	„	„	„	„	36.1	„	„

1) N. Schoorl. Ned. Tijdschrift der Pharmacie, 1899.

Durch Interpolation wurde dann aus der gefundenen Menge Kupfer die entsprechende Quantität Hydrochinon berechnet.

Wenn die Hydrochinonmenge sehr klein war, sodass das Allihnverfahren untauglich schien, so wurde die Bestimmung in derselben Weise, wie in der ersten Abhandlung für das Catechol dargelegt wurde, vorgenommen. 25 mg. Hydrochinon wurden in 25 cc. absoluten Alkohols gelöst und eine bestimmte Quantität z. B. 0.05 cc. oder 0.1 cc. bis zur Trockenheit eingedampft und der Rückstand sublimiert mittels des erwärmten kupfernen Täfelchens mit einer runden Öffnung. In dieser Weise verdampft der Alkohol ohne hinwegzufliessen. Um den Tropfen legt man einen Ring von Asbestpapier und sobald der Alkohol verdampft ist, darauf ein Objektglas mit einem Tropfen Wasser. An der Unterseite der Tropfens erhält man einen gleichmässigen Beschlag.

Ebenfalls löst man die unbekannte, aus den Pflanzenteilen isolierte Menge Hydrochinon in Alkohol, macht derartige Beschläge und verdünnt die Flüssigkeit so lange, oder nimmt eine kleinere Quantität bis die Beschläge genau ebenso gross sind. Wenn man dann weiss, wieviel von beiden Flüssigkeiten zur Sublimation benutzt worden ist, kann man leicht berechnen wie gross die gesuchte Quantität Hydrochinon ist. Diese Methode liefert besonders bei kleinen Quantitäten sehr vorzügliche Resultate.

Was das Arbutin betrifft, so konnte die Bestimmung in zweifacher Weise geschehen, entweder das aromatische Spaltungsprodukt oder die Glukose konnte zur Bestimmung benutzt werden. Die Spaltung durch verdünnte Säuren war jedoch bei weitem besser als die durch Emulsin, wie mehrere Versuche zeigten. Das käufliche Emulsin (Merck) spaltete das Arbutin sehr unvollkommen, obschon das Preparat vorzüglich war und zum Beispiel Salicin schnell zerlegte.

100 mg. Arbutin 2 × 24 Stunden bei 30° mit 25 mg. Emulsin. 40 °/₀ gespalten.

100 mg. Arbutin 4 × 24 Stunden bei 30° mit 25 mg. Emulsin. 80 °/₀ gespalten.

Wenn ich jedoch selbst Rohemulsin bereitete, indem Mandeln fein zerrieben, mit Wasser gemischt, abfiltriert und das Filtrat mit Alkohol versetzt wurde, so war der Alkoholniederschlag im Stande das Arbutin schnell zu spalten; in 48 Stunden bei 30° C. 99 °/₀.

Die Bestimmung des Arbutins mittels Emulsinspaltung bot also Schwierigkeiten, mittels Säurespaltung war es nur möglich die aromatische Hälfte des Arbutins zur Bestimmung zu verwenden, denn es konnten in den Pflanzen noch sehr gut andere Körper vorliegen z. B. Saccharose, oder andere Glykoside, die ebenfalls nur nach Spaltung die Fehlingsche Lösung reduzierten.

Das Verfahren war also folgendes:

Die Pflanzenteile wurden getötet durch kochendes Wasser, das schwach angesäuert war (mittels eines Tropfens verdünnter Salzsäure), damit keine Zersetzung des Hydrochinons auftrete und dreimal mit heissem Wasser ausgezogen. Der Extrakt wurde eingeengt, mit Bleiacetat versetzt, dessen Uebermass durch Dinatriumphosphat gänzlich entfernt wurde und das Filtrat auf Volum gebracht. Die Flüssigkeit wurde drei Mal mit dem halben Volum Aether ausgeschüttelt, dann enthielt das Aetherextrakt quantitativ das Hydrochinon und Methylhydrochinon.

Von der wässerigen Lösung wurde der Aether auf dem Wasserbade entfernt und die Flüssigkeit mit verdünnter Salzsäure eine Stunde am Rückflusskühler gekocht, wieder auf Volum gebracht und fünf Mal mit dem halben Volum Aether ausgeschüttelt. Der Aetherrückstand enthielt das durch Spaltung des Arbutins (Methylarbutins) gebildete Hydrochinon (Methylhydrochinon).

Zwei Hydrochinonbestimmungen genügten also zur Bestimmung des Hydrochinons und des Arbutins. Das Objekt, das eine genügende Quantität Arbutin enthielt und über welches ich am leichtesten verfügen konnte war *Vaccinium Vitis idaea* L.; dieses habe ich daher zu nachstehenden Versuchen benutzt.

Zuerst musste untersucht werden ob die Behauptung, dass freies Hydrochinon hier vorliege, wirklich zutreffe, oder ob das Hydrochinon durch Spaltung des Arbutins während des Absterbens sich bilde. Dazu wurde das Töten der Teile in verschiedener Weise vorgenommen und ebenfalls die Verarbeitung des Materials, um zu sehen ob das Resultat sich ändere.

Jedesmal wurden ± 2500 Blätter benutzt, deren berechnetes Trockengewicht 30 gr. war.

1°. Die Blätter wurden ziemlich langsam in Wasser getötet, der Extrakt wurde nach 14 Tagen verarbeitet. 60 mg. Hydrochinon = 0,20 %.

2°. Die Blätter wurden schnell in kochendem Wasser getötet und der Extrakt sofort im Dunkel verarbeitet 3 mg. Hydrochinon.

3°. Methode wie Sub 2. October 1907 1 mg. Hydrochinon.

4°. Die Blätter wurden getötet in kochendem Alkohol von 96 %, 2 × mit Alkohol extrahiert, der Alkohol abgedampft und der Extrakt wie oben behandelt, *kein* Hydrochinon (November 1907).

Im Herbst kommt also kein freies Hydrochinon in den Blättern von *Vaccinium Vitis idaea* vor. [1])

Obenstehendes deutet also erstens darauf, dass Spaltung des Arbutins sehr leicht auftritt und dass die Extrahierung

1) Kanger's Beobachtung. (Arch. exp. Path. Bd. L. 1903) dass im Spätherbst die Blätter einen Maximal Arbutin und Hydrochinongehalt besitzen, ist unrichtig.

mit der nötigen Vorsicht stattfinden muss; zweitens nötigte es mich zu untersuchen ob vielleicht auch ein Enzym vorhanden wäre, dass die Spaltung zu Stande bringen könnte.

Junge, angefeuchtete Teile wurden im Mörser fein zerrieben, der Brei koliert und der Extrakt mit Alkohol versetzt. Der Niederschlag wurde abfiltriert und gab eine Lösung welche die Fehlingsche Lösung nicht reduzierte und kein Hydrochinon enthielt. Wenn dieser Lösung jedoch 50 mg. Arbutin (das, wie oben gesagt nicht Fehling reduziert) hinzugefügt wurde, so enthielt die Flüssigkeit nach 24 Stunden deutlich Hydrochinon und Glukose, das Arbutin war also durch das aus den jungen Teilen bereitete Rohenzym gespaltet.

Obenstehende Bestimmungstabelle hat nur Gültigkeit für reines Hydrochinon, ich musste daher prüfen ob in *Vaccinium Vitis idaea* nebst Arbutin auch viel Methylarbutin vorhanden sei, wäre dies der Fall so würde die Bestimmung ungenau sein, weil die Tabelle für Methylhydrochinon nur annäherend gelten kann. Aus den Blättern erhielt ich z.B. einen Aetherrückstand von 255 mg.: die Benzolextrahierung ergab 12 mg., welche als Methyldrochinon zu betrachten sind, also 4,7 %. Die Mehrzahl ist bei weitem Arbutin und darauf sind denn auch die weiteren Berechnungen basiert. Die Blätter enthalten bei weitem die grösste Menge Arbutin, jedoch sind die individuellen Schwankungen des Gehaltes sehr gross, sodass man mit einer grossen Anzahl Pflanzen arbeiten muss, am liebsten von *einem* Ort, weil Schattenpflanzen oft viel weniger Arbutin enthalten.

Zum Beispiel enthielten einige Pflanzen unweit Amersfoort November 1907, 1,15 % Arbutin, andere Pflanzen unweit Soesterberg November 1907 2,31 % Arbutin, gerade das Doppelte.

Die Pflanze hat solche kleinen Blätter, dass diese nicht

zu Halbierungsversuchen geeignet sind: Versuche über eventuelle Schwankungen im Gehalt während Tag und Nacht konnte ich also nicht anstellen und musste ich mich begnügen mit einigen Beobachtungen im Frühjahr während des Austreibens der jungen Schösslinge. Die Rolle, welche das Glykosid beim Assimilationsprozess spielt, konnte ich bei diesem Objekte also nicht erforschen.

23 November 1908. 1200 Blätter, frisch 27 g. Trockengewicht 11,85 g.

Hydrochinon abwesend.
Arbutin 274 mg. = 2,31 %.
Glukose [1]) 455 mg. = 3,84 %.

Die Zweige, welche diese Blätter trugen (Trockengewicht 6,4 g.) enthielten Spuren Arbutins. Glukose 94 mg.

3 Mai 1909. Gerade vor dem Austreiben der jungen Schösslinge wurden am selben Schattenort wie oben, wieder gesammelt 1200 Blätter,

frisch 30 g. trocken	15 g.	
Hydrochinon	1 mg.	
Arbutin	445 mg.	2,97 %.
Glukose	375 mg. =	2,50 %.

24 Mai 1909. Nach dem Austreiben, vom selben Orte, 1200 Blätter,

frisch 29,5 g. trocken	14 g.	
Hydrochinon	3 mg.	
Arbutin	292 mg.	2,09 %.

100 junge, aus diesen Pflanzen ausgetriebene Schösslinge trocken 5.7 g.

Hydrochinon	3 mg.	
Arbutin	53 mg.	0,93 %.

1) Wenn der Extrakt mit Salzsäure gekocht und mit Aether ausgeschüttelt war, bestimmte ich die Total-Glukose. Nach Abzug der vom Arbutin herrührenden Glukose erhielt ich obenstehenden Wert. Dieser Wert umfasst also alle nach Säurespaltung anwesende Glukose mit Ausnahme der Arbutinglukose.

Blätter und Schösslinge zusammen also 24 Mai.

Hydrochinon	6 mg.
Arbutin	345 mg.
Glukose	117 mg.

Das Hydrochinon hatte um 5 mg. zugenommen, das Arbutin 100 mg. abgenommen.

Ein zweiter Versuch stellte ich an mit Pflanzen von einem hellen, sonnigen Orte.

3 Mai 1909. 1200 Blätter, frisch 29 g. trocken 14,8 g.

Hydrochinon abwesend.		
Arbutin	750 mg.	5,07 %.
Glukose	324 mg.	= 2,19%.

26 Mai 1909. 1200 Blätter, frisch 29 g. trocken 12,9 g.

Hydrochinon	4 mg.	
Arbutin	405 mg.	3,15 %.
Glukose	161 mg.	= 1,25%.

120 junge Schösslinge,

Hydrochinon	3 mg.
Arbutin	104 mg.
Glukose	129 mg.

Blätter und Schösslinge zusammen 26 Mai.

Hydrochinon	7 mg.
Arbutin	509 mg.
Glukose	291 mg.

Hier hat also das Hydrochinon um 7 mg. zugenommen, das Arbutin um 241 mg. abgenommen.

Wir können aus diesen Versuchen schliessen, dass das Arbutin als ein Reservestoff zu betrachten ist, der beim Austreiben der jungen Schösslinge gespaltet und zum Teil konsumiert wird, 22 % und 32 % des Totals ist verschwunden; die Abnahme in den alten Blättern ist 34 %

und 46 %. Die Zunahme des Hydrochinons ist jedoch viel kleiner, als wir erwarten dürften, wenn der aromatische Teil des Arbutins nach der Spaltung völlig aufgespeichert bliebe und nicht weiter in den Stoffwechsel einbezogen wurde. Jedoch ist diese Bildung des Hydrochinons einen deutlichen Hinweis auf die Arbutinspaltung welche vom obenerwähnten Enzym, das aus den jungen Teilen erhalten worden ist, hervorgerufen wird. Während des Austreibens sind nur Spuren Arbutin im Stengel zu finden, also ein anderer Beleg dafür, dass nicht das Arbutin qua talis sondern sein Spaltungsprodukt, die Glukose transportiert wird.

Oft beobachtete ich, dass die Pflanzen im September zum zweiten Male austrieben, dann war kein Hydrochinon oder nur Spuren desselben in den jungen Teilen zu finden, der Benzolkörper scheint bei der kräftigen Assimilation sofort weiter verarbeitet zu werden. [1])

Ciamician G. und G. Ravenna[2]) haben Saligenin, Hydrochinon, Arbutin und Salicin in das Pflanzengewebe (Mais, Gartenbohnen) eingeimpft. Die Glykoside wurden besser ertragen als die aromatischen Bestandteile, erstere wurden hydrolysiert oder verbraucht; die Benzolderivate verblieben zum Teil unzersetzt, zum Teil wurden sie in eine durch Emulsin spaltbare Verbindung, wahrscheinlich also in die diesbezüglichen Glykoside, übergeführt.

1) Czapek (Biochemie der Pflanzen) hat auf das gleichzeitige Vorkommen von Chinasaure in den Ericaceae gewiesen, welche Chinasaure bei Oxydation Hydrochinon liefert. Vielleicht hat man darin nach seiner Meinung einen Hinweis auf die Genese des Hydrochinons und deshalb des Arbutins zu erblicken. Die von mir aus *Vaccinium Vitis idaea* erhaltene Oxydase bildet jedoch aus Chinasäure kein Hydrochinon, lediglich zersetzt sie das Hydrochinon selbst.

2) Ciamician G. und G. Ravenna. Mem. d'Accad. d'Istit. di Bologna. Refer. Bot. Centralbl.

Gerade wie ich es für Gaultherin [1]), den Reservestoff von *Gaultheria procumbens* L. klargelegt habe und Leclerc du Sablon [2]) es für die Kohlenhydratreserven anderer immergrüner Pflanzen gezeigt hat, nimmt auch beim *Vaccinium Vitis idaea* das Arbutin während des Winters langsam zu, um beim Austreiben im Frühjahr zum Teil verbraucht zu werden.

Im Jahre 1904 wurde von G. Rivière und G. Bailhache [3]) im März in den Knospen des Birnbaumes Hydrochinon gefunden; aus 1 KG. isolierten sie 3 bis 5 g. Es schien mir erwünscht auch dieses Objekt für meine physiologischen Versuche zu benutzen, weil es mehrere Vorteile bot: die Blätter sind zur Halbierung geeignet und soviele sind an einem Exemplar vorhanden, dass sie zu mehreren Versuchen ausreichen, sodass individuelle Schwankungen im Gehalt keine Schwierigkeiten liefern können. Ausser bei Versuchen wie die obigen im Frühjahr, konnte *Pirus communis* also auch verwendet werden beim Studium der Assimilation, ob der Hydrochinongehalt sich während des Tages ändere.

Zuerst war es notwendig zu wissen, ob auch hier ein hydrochinonlieferndes Glykosid vorlag oder nicht. Ersteres zeigte sich schon bald; wenn die Birnblätter in kochendem Wasser getötet wurden und der wässerige Extrakt mit Bleiacetat und Dinatriumphosphat behandelt war, so wurde mit Aether wiederholt ausgeschüttelt, bis das Hydrochinon völlig entfernt war. Wenn nun die wässerige

---

1) Weevers. Th. Onderzoekingen over glukosiden in verband met de stofwisseling der plant. Diss. Amsterdam 1902.

2) Leclerc du Sablon. Sur les réserves hydrocarbonées des arbres à feuilles persistantes. C. R. Acad. Sc. Paris 1905.

3) G. Rivière et G. Bailhache. De la présence de l'hydroquinone dans le poirier. C. R. de l'Acad. de Sc. Paris 1904.

Lösung mit Salzsäure gekocht wurde, so war nach einer Stunde eine sehr grosse Quantität Hydrochinon vorhanden, die nur von der Spaltung eines Glykosides herrühren konnte. Leider gelang es mir nicht das Glykosid zu isolieren, sodass ich nicht prüfen konnte, ob hier wirklich Arbutin vorliege oder nicht.

Ich verfügte über 2000 Birnblätter, tötete sie in kochendem Wasser, engte den Extrakt ein und versetzte es mit Bleiacetat, dessen Übermass durch Schwefelwasserstoff entfernt wurde. Beim Einengen der Flüssigkeit erhielt ich keinen kristallinischen Niederschlag, die Masse wurde syrupartig. [1]) Dennoch war eine genügende Menge des Glykosides vorhanden, was sich beim Kochen mit Salzsäure zeigte, denn dabei erhielt ich ± 1 g. Hydrochinon auf Arbutin berechnet, also 2,7 g.; das Auskristallisieren wird dem Anschein nach von Nebenprodukten gehemmt.

Das Glykosid, das ich vorläufig als Arbutin betrachten möchte, wird durch Emulsin sehr schwierig gespaltet, noch schwieriger wie oben für das *Vaccinium*-Arbutin erwähnt wurde. Dies erinnert an die Beobachtungen Treub's, [2]) der gezeigt hat, dass Emulsin mehrere blausäureliefernde Glykoside nur sehr unvolkommen spaltet. Aus den Blättern isolierte ich in derselben Weise wie bei *Vaccinium Vitis idaea* ein Enzym, welches das Arbutin spaltet in Glukose und Hydrochinon, auch hier muss also das Töten der Pflanzenteile sehr schnell vorgenommen werden, am besten mittels kochenden Alkohols, sonst wird das Glykosid schnell gespaltet, daher kommt es wahrscheinlich, dass Rivière und Bailhache nur vom Hydrochinongehalt reden.

---

1) Impfen, Kratzen, sogar dreimonatliches stehen in der Kälte lieferten keine Krystalle.

2) M. Treub. Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes. Ann. Jard. bot. Buitenzorg 2e Serie Vol. XI. 1907.

Im Gegensatz zu *Vaccinium Vitis idaea* konnte ich hier immer Hydrochinon finden, sogar wenn das Töten mit kochendem Alkohol geschah, der die Spaltung der Glykoside soviel wie möglich vorbeugte; wir müssen also annehmen, dass in allen Jahreszeiten hier der Phenolkörper frei in den Zellen vorhanden ist, obschon oft in ganz kleiner Quantität, zum Beispiel in den erwachsenen Blättern am Morgen 0,03 %, am Abend 0,01 %, in den jungen Sprossen jedoch 0,3 %.

Ebenfalls bietet sich in Bezug auf das Arbutin ein Unterschied mit den Ericaceae dar, der in phytochemischer Hinsicht Bedeutung hat, nämlich dass nur ein Hydrochinonglykosid, kein Methylhydrochinonglykosid zu finden ist. In der obenerwähnten, ziemlich grossen Quantität ± 1000 mg. des Aetherextraktes war kein Methylhydrochinon vorhanden. Obschon also im Stammbaum so weit von einander entfernte Pflanzen, wie die Ericaceae und die Species *Pirus communis* [1]) scheinbar in phytochemischer Hinsicht ein ähnliches Verhalten zeigen, so ist dies in Wirklichkeit nicht der Fall, denn das Nebenprodukt, das Methylarbutin der Ericaceae, fehlt beim Birnbaum völlig.

Alle Versuche wurden vorgenommen mit demselben Exemplar var. bonne Louise d'Avranches und die Bestimmungen wurden in derselben Weise wie bei *Vaccinium Vitis idaea* ausgeführt, das Material stets in kochendem Alkohol getötet.

Das Glykosid ist in Knospen, Blättern, Stammrinde, Holz des Stammes und Wurzelrinde nachzuweisen, der Gehalt ist in diesen Teilen sehr verschieden und wechselt

---

1) In sonstigen Rosaceae sind die Glykoside noch nicht nachgewiesen. Ich untersuchte *Pirus Malus* L. *Cydonia japonica* Pers. und *Rubus Idaeus* L., die ebenfalls beim Absterben sich braun färbten, fand jedoch kein Hydrochinonglykosid oder freies Hydrochinon.

mit der Jahreszeit. (Die Werte sind stets auf Trockengewicht berechnet.)

Vor dem Austreiben im Frühjahr Stammrinde 4,30 %, Holzkörper und Mark zusammengenommen 0,80 %. (Die Zweige waren geschält und das Holz gut abgewaschen.) Beide zusammengenommen 2,20 %. 100 Blütenknospen ± 400 mg. Arbutin.

Im August. Holz und Stammrinde zusammen 1,50 %, Blätter 1,7 %, Wurzelrinde 0,05 %.

Versuch beim Austreiben der Knospen im Frühjahr.

30 März 1909. Zweige vor dem Austreiben (Holz und Rinde.)
frisch 33 g. trocken 14,5 g.
Hydrochinon 1 mg.
Arbutin 317 „ 2,19 %
Glukose [1]) 230 „ 1,59 %

26 April 1909. Dem Anschein nach gleiche Zweige, Blüthenknospen und Schösslinge gerade im Austreiben begriffen.

a. Zweige (Holz und Rinde) frisch 31 g. trocken 10,5 g.
Hydrochinon 2 mg.
Arbutin 206 „ 1,96 %
Glukose 87 „ 0,83 %

b. 32 junge Schösslinge frisch 14,5 g. trocken 3,5 g.
Hydrochinon 5 mg.
Arbutin 48 „ 1,37 %
Glukose 78 „ 2,23 %

Zusammen Trockengewicht 14 g.
Hydrochinon 7 mg. (+ 6 mg.)
Arbutin 254 „ (— 63 „)
Glukose 165 „ (— 65 „)

1) Nach Abzug der Arbutinglukose.

2 Mai 1909.

a. Zweige (Holz und Rinde) frisch 28 g. trocken 10.5 g.

Hydrochinon 3 mg.

Arbutin 92 „ 0.88 %

b. 30 junge Schösslinge trocken 3.6 g.

Hydrochinon 13 mg.

Arbutin 140 „ 3.89 %

Zusammen Trockengewicht 14 g.

Hydrochinon 16 mg. (+ 15 mg.)

Arbutin 232 „ (— 85 „

Gerade, wie bei *Vaccinium Vitis idaea* wird auch hier das Arbutin beim Austreiben verbraucht, die Quantität nimmt vom 30 März bis zum 2. Mai um 27 % ab. Das Hydrochinon nimmt bedeutend zu von 1 mg. bis zu 16 mg. Dies deutet wieder auf eine Spaltung des Glykosids, dessen aromatische Spaltungshälfte gespeichert bleibt und nur abnimmt, wenn in den jungen Trieben die Assimilation angefangen hat.

18 Mai fand ich in 30 jungen Schösslingen mit 155 Blättern:

8 mg. Hydrochinon Arbutin 800 mg.

Wenn wir die Quantitäten des Hydrochinons und Arbutins vergleichen, die beim Austreiben erscheinen und verschwinden, so sehen wir, dass bei der Enzymspaltung, welche vom obenerwähnten Enzym zu Stande gebracht wird, im Gewebe nicht so viel Hydrochinon zu finden ist, wie wir bei einer völligen Spaltung des verschwundenen Arbutins erwarten müssten [1]), 85 mg. Arbutin ist verschwunden, 15 mg. Hydrochinon erschienen. Beide Zahlen verhalten sich wie 100 : 18, die Molekulargewichte wie 100 : 40. Vergleichen wir jedoch die Ab- und Zunahme zwischen 27 April und 2 Mai, so stimmen die Ergebnisse besser

1) Vergleiche die Anmerkung S. 12, über die Arbeit Ciamician's und Ravenna's.

überein. Abnahme des Arbutins 22 mg., Zunahme des Hydrochinons 9 mg., also 100 : 41. Hier finden wir also die totale Quantität Hydrochinon, die wir bei der völligen Spaltung des Arbutins hätten erwarten können, im Gewebe zurück und zwar zum Teil in den jungen Schösslingen, zum Teil in den Zweigen, was stimmt zu den Ergebnissen, welche ich bei *Salix purpurea* erhielt. [1])

Das Arbutin nimmt vom Austreiben an, stark in den jungen Schösslingen zu: am 18. Mai war die Menge in den jungen Teilen schon viel mehr als am 27. April in den Zweigen, dem Holz und der Rinde zusammen, aus denen sie gesprossen. Dies muss neugebildetes Arbutin sein, denn aus andern Teilen des Birnbaums kann es nicht oder nur zum geringen Teil herkommen, jeder Zweig des Exemplars hatte nämlich seine eignen Knospen, die in derselben Weise beim Austreiben die Reservestoffe dieses Zweiges benutzten. [2])

Unumgänglich war deshalb das Studium der Rolle, die das Arbutin beim Assimilationsprozess spielt.

Dazu halbierte ich an mehreren Sommerabenden 100 Blätter des obigen Exemplars, bestimmte darin die Quantität Arbutin und Hydrochinon, die andere Hälfte jedes Blattes wurde mit dem Mittelnerv an der Pflanze gelassen und am folgenden Morgen beim Sonnenaufgang von dem Mittelnerv abgeschnitten und ebenfalls analysiert.

1º September 1908. 100 halbierte Blätter am Abend.

Hydrochinon	1 mg.
Arbutin	287 „

1) Die Hydrochinon Zunahme ist in den jungen Schösslingen am grössten, was auf eine dortige Arbutinspaltung hinzuweisen scheint. Trifft dies zu, so liegt es ja auf der Hand anzunehmen, dass das Arbutin qua talis transportiert werde, was jedoch zu den Beobachtungen bei *Vaccinium Vitis idaea* im Gegensatz stehen würde.

2) Die Wurzeln enthalten nur ganz kleine Quantitäten.

Kontrollversuch am folgenden Morgen
Hydrochinon 7 mg. (+ 6)
Arbutin 250 „ (— 37)

2° October 1908.

100 halbierte Blätter am Abend.
Hydrochinon 2 mg.
Arbutin 281 „
Kontrollversuch am folgenden Morgen
Hydrochinon 5 mg. (+ 3)
Arbutin 269 „ (— 12)

3° August 1909.

100 halbierte Blätter am Abend.
Hydrochinon 1 mg.
Arbutin 384 „
Kontrollversuch am folgenden Morgen
Hydrochinon 5 mg. (+ 4)
Arbutin 358 „ (— 26)

Immer nimmt also das Arbutin während der Nacht ab, das Hydrochinon zu, gerade sowie es bei *Salix purpurea* für Salicin und Catechol gezeigt wurde, jedoch verhalten sich die Zunahme des Hydrochinons und die Abnahme des Arbutins nicht wie die Molekulargewichte. Nimmt man die drei Versuche zusammen, so ist die Zunahme des Hydrochinons 13 mg., die Abnahme des Arbutins 75 mg. also 17 : 100[1]); während die Molekulargewichte sich verhalten wie 40 : 100. Damit stimmt ein vierter Versuch, bei dem ich am Abend das total Hydrochinon bestimmte nach Kochen mit Salzsäure, und ebenfalls am folgenden Morgen. Letztere Quantität war auf 100 halbe Blätter 5 mg. kleiner. Wenn also die totale nächtliche Abnahme des

1) Also fast wieder dasselbe Verhältniss wie beim Austreiben im Frühjahr.

Arbutins einer Spaltung zu verdanken ist, worauf die Anwesenheit obengenannten Enzyms hindeutet, so kann man nicht sagen, dass die aromatische Hälfte als Hydrochinon *völlig* im Blatte gespeichert bleibt um später neugebildete Glukose wieder zu Arbutin zu binden, nur zum Teil kann dies der Fall sein, das übrige Hydrochinon muss sofort in den Stoffwechsel einbezogen werden. Eine andere Möglichkeit bleibt jedoch, dass zwar alles Hydrochinon im Blatte gespeichert, aber das Arbutin nur zum Teil gespaltet, zum Teil qua Glykosid transportiert werde. Im späten Herbste, wenn die Blätter orangegelb geworden und im Abfall begriffen sind, ist die Quantität Arbutin noch ziemlich gross, jedoch viel kleiner als in den grünen Blättern.

Pro 100 Blätter 340 mg. Hydrochinon. Glukose 250 mg.

Bekanntlich werden die Blätter von *Vaccinium Vitis idaea* und *Pirus communis* beim normalen Absterben schwarz. Sehr schön kann man es demonstrieren, wenn man die Blätter in ein Wasserbad von ± 55° C. bringt; sowohl im Wasser, als auf der Grenze des Wassers sterben die Teile schnell ab, das Enzym wird nicht zerstört. (Nekrobiose Beyerinck's [1]). Im Wasser wird der braune Farbstoff, der bei der Oxydation sich bildet, rasch ausgezogen und werden die Teile deshalb nicht so schwarz wie beim Absterben in der Natur, überdies hat der Sauerstoff wenig Zutritt. Die Teile auf der Grenze des Wassers werden jedoch tiefschwarz.

Bringt man die Blätter in kochendes Wasser so bleiben sie grün, weil auch das Enzym zerstört wird (Nekrose Beyerinck's). Es gelang mir durch Zerreiben und Auspressen der jungen Teile einen Saft zu erhalten, der mit Alkohol

1) Beyerinck. Over de indigovorming uit de weede. Versl. Koninkl. Akad. v. Wetenschappen afd. Nat. Deel VIII.

versetzt einen Niederschlag gab. Dieser bildete, in Wasser gelöst, eine fast farblose Flüssigkeit, die nach einigen Tagen sich nur wenig braun färbte, fügte man jedoch zu dieser Oxydaselösung eine Hydrochinonlösung, die sich selbst überlassen, tagelang sich fast nicht änderte, so war die Mischung nach 2 × 24 Stunden dunkelschwarz gefärbt. Das Chromogen der Birn- und Preiselbeerenblätter ist also Hydrochinon [1]).

Die alten Blätter von *Vaccinium Vitis idaea*, worin ich kein Hydrochinon nachweisen konnte, werden dennoch bei der Nekrobiose schwarz. Dann muss also, das bei der Arbutinspaltung gebildete Hydrochinon, das sonst im Stoffwechsel sofort weiter verarbeitet wird und dadurch nicht nachzuweisen ist, unter Einfluss der Oxydase den schwarzen Stoff liefern, ein neuer Beleg also für die fortwährende Zersetzung des Arbutins.

Diese Oxydaselösung färbt ebenfalls Catechol, lässt jedoch eine Tyrosinlösung unverändert und gibt keine Farbenreaktion mit Parakresol (Vergleich unten bei *Salix*).

Versuche mit Salix purpurea L.

Bei der ersten Arbeit im Jahre 1903 hatte ich schon konstatiert, dass die direkt in kochendes Wasser gebrachte Rinde von *Salix purpurea* Zweigen 0.6 % Glukose und 4.3 % Salicin enthielt, dagegen derartige im Trockenschrank nicht zu schnell getrocknete Rinde 1.2 % Glukose und 3.3 % Salicin. Beim Trocknen wurde also das Salicin zersetzt und Glukose gebildet; es gelang mir jedoch damals nicht ein Enzym, das eine solche Wirkung hervorrufen konnte, nachzuweisen.

Später erzielte ich bessere Resultate: im Frühjahr 1908

---

1) Das Chromogen von *Melampyrum pratense* L. und *Monotropa Hypopitys* L. ist kein Hydrochinon.

wurde die Rinde junger Schösslinge mit 96 % Alkohol übergossen und an der Luft stehen gelassen. Der Alkohol verdunstete zum Teil. Wasser wurde hinzugefügt und die Flüssigkeit abfiltriert.

Die klare, gelbe Flüssigkeit wurde mit einem Stückchen Thymol als Antiseptikum beschickt und enthielt, sich selbst überlassen, pro 10 cc. nach 24 Stunden 9 mg. Glukose, nach 2 × 24 Stunden 10 mg. Glukose, nach 4 × 24 Stunden 11 mg. Glukose. Drei Erlenmeyer Kölbchen, jedes mit 10 cc. dieser Lösung, wurden jedes mit 330 mg. Salicin beschickt.

Nach	24	Stunden	enthielt	das Kölbchen	27	mg.	Glukose.
Nach 2 × 24	„	„	„	„	45	„	„
Nach 4 × 24	„	„	„	„	30	„	„

Beim Ersten war also 18 mg. Glukose durch Spaltung des Salicins entstanden, beim Zweiten 32 mg., beim Dritten 19 mg. Von den 330 mg. Salicin war nach 24 Stunden 9 %, nach 2 × 24 Stunden 17 %, nach 4 × 24 Stunden wiederum nur 9 % gespaltet. Andere Versuche gaben ähnliche Resultate, so erhielt ich z. B. eine Spaltung von 22 % und 26 % des hinzugefügten Salicins.

Dies deutet also entschieden auf das Vorhandensein eines salicinspaltenden Ferments.

Bessere Resultate erzielte ich noch in folgender Weise: junge Schösslinge von *Salix purpurea* wurden im Mörser fein zerrieben, der Brei durch seidene Planktongaze koliert und der Saft mit einem Uebermass von Alkohol versetzt. Sofort wurde der Alkohol abfiltriert, der farblose Niederschlag mit Alkohol gewaschen und in Wasser gelöst. Diese Lösung enthielt weder Catechol noch Saligenin und reduzierte nach Kochen und Abfiltrieren die Fehlingsche Lösung nicht.

Wurde einem Teil dieser Lösung 100 mg. Salicin hinzugefügt, so war nach 24 Stunden 18 %, nach 2 × 24 Stunden

bei 40° C. 28 % und nach 3 × 24 Stunden 46 % des Salicins gespaltet. Diese Spaltung wurde in folgender Weise nachgewiesen: die Flüssigkeit wurde mit Aether ausgeschüttelt, und nach Entfernung des gelösten Aethers die Glukosemenge bestimmt; der Aetherextrakt enthielt Saligenin, das in der üblichen Weise erkannt wurde. Der Aetherrest wurde nämlich sublimiert, das Sublimat zeigte die typische Kristallform, besonders beim Auskristallisieren aus wässeriger Lösung und gab ebenfalls die Reaktionen mit Kupferacetat, Ferrichlorid und konzentrierter Schwefelsäure. Damit ist also das Vorhandensein eines salicinspaltenden Enzyms in den jungen Schösslingen und in der Rinde von *Salix purpurea* nachgewiesen. [1])

Weil auch das Emulsin Salicin spaltet, war es notwendig zu untersuchen ob dieses Enzym, Salikase, mit Emulsin identisch sei. Dies war nicht der Fall, denn die Salikase hatte keine Wirkung auf Amygdalin, weder wurde Blausäure abgespaltet, noch war Glukosebildung nachzuweisen, von Amygdalase [2]) ist das Salixenzym also auch verschieden.

---

1) Nachdem ich meine Untersuchungen schon abgeschlossen hatte, konnte ich Einsicht nehmen von einer Mitteilung über ein salicinspaltendes Enzym. W. Sigmund (Sitzber. Akad. der Wiss. Wien CXVII Bd. IX 1909 hat aus der *Salix caprea, S. alba, S. fragilis* und aus *Populus alba, P. tremula, P. pyramidalis* ein Enzym erhalten, das Salicin spaltet und ebenfalls aus *Calluna vulgaris* und *Vaccinium Myrtillus* ein Enzym, welches Arbutin in Hydrochinon und Glukose spaltet. Ersteres wurde mit dem Namen Salikase, zweites mit dem Namen Arbutase belegt.

2) Armstrong H. C., Armstrong E. F. und Horton E. Studies in Enzym Action XII The enzyms of emulsin. Proc. Roy. Soc. 1908 haben gezeigt, dass das sogenannte Mandelemulsin, drei spezifische Enzyme enthält nl. 1o Gluco-lactase, 2o. Amygdalase, die Amygdalin in Amygdonitrilglykosid und Glukose spaltet, 3o. βGlukase, das eigentliche Emulsin. Caldwell und Courtauld Studies in enzym Action. Proc. Roy. Soc. Londen 1907, haben zuerst die Amygdalase in der Hefe nachgewiesen.

Ebenfalls ist es von dem arbutinspaltenden Enzym verschieden, denn dies hatte keine oder nur sehr schwache Wirkung auf Arbutin und umgekehrt hydrolysierte die Salikase das Arbutin nicht.

Obige Versuche mit dem Rindenextrakt zeigen überdies, dass nach einiger Zeit die Spaltung wieder rückgängig werden kann, deuten also auf eine reversibele Wirkung der Salikase hin. Croft Hill [1]) digerierte eine 40 prozentige Glukoselösung bei 30° C. mit Hefemaltase und eine langsame Umwandlung in Maltose und Revertose fand statt. Nach 5 Tagen war 3.25 % der Glukose umgewandelt, nach 70 Tagen 14.5 %, damit war der Gleichgewichtszustand erreicht. Bei weniger konzentrierten Zuckerlösungen war der Gleichgewichtspunkt nicht der Nämliche, bei 20 prozentiger Lösung 9.5 % Maltose und Revertose, bei 10 prozentiger Lösung 5.5 %. Später hat Kohl [2]) derartige Versuche mit Invertin gemacht und ist es Emmerling [3]) gelungen mit Hefeenzym aus Mandelsäurenitrilglykosid und Glukose Amygdalin zu erhalten.

Ich fügte eine Salikaselösung, welche die Fehlingsche Lösung nicht reduzierte zu 10 cc. einer 5 prozentigen Glukoselösung, die mit 30 mg. Saligenin beschickt war, und machte drei derartige, ganz gleiche Lösungen.

Die erste wurde sofort auf ihr Reduktionsvermögen geprüft und enthielt 50 mg. Glukose, die zweite nach 24 Stunden enthielt 47.5 mg. Glukose, die dritte wurde nach 24 Stunden gekocht mit Salzsäure, abfiltriert zur Entfernung des gebildeten Saliretins [4]) und enthielt 50.1 mg. Glukose.

---

1) Croft Hill. Reversible zymohydrolysis Journ. Chem. Society. Trans. 1898. In 1903 hat dieser Autor gezeigt, dass das Reversionsprodukt nur zum Teil Maltose, zum andern Teil Revertose ist. Journ. Chem. Soc. T. 1903.

2) Kohl. Beih. zum bot. Centralbl. XXXIII.

3) Emmerling. Ber. chem. Ges. Bd. XXXIV 1901.

4) Saligenin reduziert die Fehlingsche Lösung nicht, Saliretine reduziert sie.

Dies deutet ebenfalls auf eine Salicinbildung hin, denn Salicin reduziert die Fehlingsche Lösung nicht; ist also durch die Salikase ein Teil der Glukose mit Saligenin unter Wasserabspaltung zu Salicin vereinigt, so muss das reduzierende Vermögen kleiner werden. Wird später das gebildete Salicin durch verdünnte Säure gespaltet, so muss die Quantität Glukose wieder die nämliche sein wie vorher. Bei andern derartigen Versuchen blieb jedoch die Quantität Glukose gleich gross, sodass es noch dahingestellt bleiben muss, ob hier wirklich von einer Reversion die Rede sei oder nicht.

Jedenfalls kann derart in der lebenden Pflanze die Salicinbildung aus Saligenin und Glukose zu Stande kommen, die Bedingungen dazu in Erfüllung gehen zu lassen, gelingt in Vitro nicht so leicht.

Dieses Auffinden eines salicinspaltenden Enzyms in den jungen Schösslingen der *Salix purpurea* wirft auch ein überraschendes Licht auf einige früher erhaltenen Ergebnisse.

Ich isolierte die Salikase aus jungen Schösslingen, die Salicin enthielten und ebenfalls aus der Rinde, wo das Salicin in steter Abnahme begriffen war und wo dennoch in dieser Zeit durchaus kein Saligenin zu finden war. Dies belegt, wie schnell die Umwandlung des Saligenins vor sich gehen muss, eine Umwandlung, die wie ich früher schon wahrscheinlich gemacht habe, das Catechol als Endprodukt hat.

Dies veranlasste mich meine frühere Untersuchungen wieder aufzunehmen und in erster Linie noch einmal zu prüfen ob vielleicht nur eine ganz kurze Zeit das Saligenin in bedeutender Quantität zu finden wäre, denn wie schon vorher gesagt wurde, hatte ich das Saligenin nur in verschwindend kleinen Spuren in den Knospen nachweisen können.

Zu dieser Untersuchung brauchte ich ein gutes Trennungsverfahren des Catechols (Orthodioxybenzol) und des Saligenins (Orthooxybenzylalkohol), die beide bekanntlich im Aetherextrakt der wässerigen Lösung zu finden sind. Dazu wurde der Aetherrest in heissem Wasser gelöst und mit Bleiacetat versetzt, dessen Übermass ich mit Dinatriumphosphat entfernte. Nachdem die Flüssigkeit mit Aether ausgeschüttelt worden, war im Aetherextrakt nur Saligenin zu finden, Catechol wurde durch das Bleiacetat gefällt.

Hätte ich jedoch beide Phenolkörper, Saligenin und Catechol neben einander nachzuweisen, so benutzte ich die eine Hälfte des Aetherextraktes zum Catecholnachweis, die andere zur Saligeninbestimmung.

Der quantitative Nachweis des Saligenins geschah durch Vergleichung des Sublimats mit dem einer bekannten Menge reinen Saligenins, gerade wie für Catechol und Hydrochinon klargelegt wurde.

Zuerst verglich ich die Quantität beider Phenolkörper in 200 jungen Schösslingen derselben Sträucher an verschiedenen Daten beim Austreiben im Frühling.

25	April	1909	200	junge	Schösslinge	34	mg.	Catechol		Saligenin.
28	„	„	„	„	„	26	„	„	—	„
2	Mai	„	„	„	„	9	„	„	—	„
5	„	„	„	„	„	1	„	„	—	„
8	„	„	„	„	„	2	„	„	7	„
16	„	„	„	„	„	1	„	„	24	„
28	„	„	„	„	„	35	„	„	—	„
Juli	Johannistriebe					viel	„	„	—	„

In der Rinde mehrjähriger Zweige war niemals, auch nicht am 16. Mai, Saligenin zu finden, stets war Catechol darin vorhanden.

In andern Exemplaren fand ich im Jahre 1908 (Die Daten sind deshalb nicht vergleichbar):

10 April. 2000 junge Schösslinge	35	mg.	Catechol.
	2	„	Saligenin.
	271	„	Glukose.
	1026	„	Salicin.
	(Populin nicht bestimmt).		
1 Mai 1908. 200 junge Schösslinge	0	mg.	Catechol.
	25	„	Saligenin.
	128	„	Glukose.
	268	„	Salicin.
	60	„	Populin.

Beim Austreiben im Frühling ist also in den Knospen ziemlich viel Saligenin, jedoch nur während einiger Tage zu finden, welche Tatsache erinnert an die Beobachtung bei *Fagus sylvatica*, wo ich ebenfalls nur bei Knospenentfaltung, während einer Periode starken Stofftransportes, das Methylsalicylat, Spaltungsprodukt des Gaultherins, nachweisen konnte. [1])

Bei *Vaccinium Vitis idaea* ist ja auch derartiges von Hydrochinon zu sagen.

In den ♂ Kätzchen fand ich ebenfalls:

10 April 1908 pro 200 Kätzchen kein Catechol, 6 mg. Saligenin.

20 April 1908 pro 200 Kätzchen 2 mg. Catechol, kein Saligenin (Salicin 86 mg., Glukose 207 mg.).

Also wird auch hier das Saligenin nur während sehr kurzer Zeit so gespeichert und angehäuft, das es für uns nachzuweisen ist, sonst wird es sofort weiter verarbeitet.

Ich versuchte auch ein Enzym aus *Salix purpurea* zu erhalten, das auf Saligenin einwirkte.

---

1) Th. Weevers. Dissertatie. Onderzoekingen over Glukosiden in verband met de stofwisseling der plant. 1902.

Das Verfahren war ganz dasselbe wie dasjenige zur Bereitung der Salikase, das erhaltene Rohprodukt war ein Gemisch mehrerer Enzyme, wie ich unten noch weiter dartun will. Hier interessiert uns jedoch eine Oxydase, die ich in meiner ersten Arbeit Tyrosinase genannt habe.

Nach der neueren Nomenklatur von Bach, Chodat[1]) und Bertrand[2]) ist dies jedoch unrichtig, denn die Tyrosinase dieser Autore wird mit Parakresol fast unmittelbar gelb, dann goldgelb und zuletzt wird die Flüssigkeit trübe und braun. Diese typische Tyrosinase färbt eine Tyrosinlösung nach einigen Stunden rötlich, später schwarz und im Allgemeinen kann man sagen, dass sie nebst Tyrosin auch diejenige Benzolderivaten oxydiert, die eine Hydroxylgruppe und eine Seitenkette am Benzolkern haben, besonders die Paraverbindungen, weniger die Meta-, noch weniger die Orthoverbindungen.

Die Oxydase aus den jungen Teilen der *Salix purpurea* färbt eine Tyrosinlösung *nicht* und gibt keine charakteristischen Reaktionen mit den drei Kresolen, bei allen erhält man eine schwache, zuerst milchartige, später schmutzig gefärbte Trübung, die beim Orthokresol noch am deutlichsten ist. Ebenso wird von den Dioxybenzenen das Catechol, die Orthoverbindung am schnellsten oxydiert, weniger gut die Paraverbindung (Hydrochinon), noch weniger die Metaverbindung (Resorcin); das Enzym ist also nicht Tyrosinase. Mit einer Catechollösung (10 mg. pro 1 c.c.) die, sich selbst uberlassen nur nach mehreren Tagen sich dunkel färbt, zusammengebracht, gibt das Rohenzym fast sofort eine grüne Flüssigkeit und schon nach funf Minuten erhält man einen schwarzen Niederschlag. (Wie

---

1) R. Chodat. Nouvelles recherches sur les ferments oxydants. Arch. d. Sc. phys. et nat. Genève. vol. 24.

2) Bertrand. Action de la tyrosinase sur quelques corps voisins de la tyrosine Ac. d. Sc. 1907.

schon oben gesagt wurde, war die Rohenzymlösung eine fast farblose, etwas trübe Flüssigkeit, die während 24 Stunden fast unverändert blieb.)

Ebenfalls ist die *Salix*oxydase verschieden von dem System Hydroperoxyd-peroxydase [1]), durch sein Betragen den Kresolen gegenüber, denn dieses System gibt mit Orthokresol einen gelben, dann dunkelbraunen Stoff; fürbt eine Catechollösung zuerst gelb, dann braun bis schwarz. Mit einer Guajakemulsion zusammengebracht, gibt das System Hydroperoxyd-peroxydase die Guajakbläuung, die Salixoxydase dagegen lässt die Guajakemulsion unverändert, wenn $H_2 O_2$ hinzugefügt wird und oxydiert eine Pyrogallollösung nicht. [2])

Das Rohenzym zerlegt Wasserstoffsuperoxyd in Wasser und molekularen Sauerstoff und enthält also eine Katalase (Superoxydase).

Schoenbein [3]) hat zuerst die allgemeine Verbreitung dieser Enzyme im Pflanzenreich nachgewiesen, später

---

1) Die Peroxydase war aus Meerrettig bereitet und durch 96 % Alkohol gefällt, dann in Wasser gelöst. Von Chodat wird dieses System stets mit der Lakkase verglichen. Dieses Wort Lakkase wurde von Bertrand zuerst für das Rohenzym aus *Rhus vernicifera*, dem japanischen Lackbaum benutzt, später hat er mit dem Worte Pilzlakkase, ein Enzym benannt, das er z. B. aus *Russula* species isolierte. Letzteres wurde durch Alcohol nicht gefällt und so von der ebenfalls anwesenden Tyrosinase getrennt, es oxydiert wie die *Rhus*-Lakkase ganz gut Hydrochinon zu Chinhydron, ebenfalls oxydiert es Pyrogallol, bläut die Guajak-Emulsion und färbt die Kresolen, ganz wie obengenanntes System Hydroperoxyd-peroxydase.

2) Das Rohenzym aus *Salix purpurea* gibt eine violette Färbung mit Salzsaurem Tetramethyl-p-Phenylendiamin, ist jedoch von der Oxydase aus Bierhefe und der Spermase aus Gerstenmalz verschieden, denn die Rohenzyme aus *Saccharomyces cerevisiae* und Gerstenmalz färben eine Catechollösung nicht.

3) Schoenbein. Journ. prakt. Chemie. 1867.

hat O. Loew[1]) sie mit dem Namen Katalase belegt und ihre Bedeutung für den Stoffwechsel studiert. Die Katalasen Loew's gaben keine Guajakreaktion und keine Indophenolprobe, ebensowenig wie unser Rohenzym.

Eine Katalase liegt also vor, die Frage ist nun ob neben der Katalase noch eine andere Oxydase in den *Salix*knospen vorhanden sei oder nicht.

Dazu verglich ich das Verhalten des Rohenzyms aus *Salix purpurea* mit dem einer aus Malz dargestellten Katalaselösung. Letztere zeigte durchaus nicht die charakteristische Reaktion mit Catechol oder Saligenin, lässt eine Lösung dieser Stoffe unverändert. Ebensowenig erhielt Loew mit seinen Katalasen pflanzlicher Herkunft eine Reaktion mit Hydrochinon, während das Salixrohenzym, zwar aus Hydrochinon kein Chinhydron bildet aber die Lösung doch schnell braun färbt.

Neben der Katalase muss also in dem Rohenzym noch eine andere Oxydase vorhanden sein, die diese Reaktionen mit den Benzolderivaten gibt, oder die Katalasen sind in ihrem Verhalten, den aromatischen Körpern gegenüber, völlig von einander verschieden, sodass man mehrere Katalasen unterscheiden muss. Dies blieb unentschieden, denn es gelang mir nicht durch Erhitzen des Rohenzyms entweder die Eigenschaft der H_2O_2-Zerlegung oder der Catecholschwärzung zu zerstören, sogar beim Erwärmen bis auf 90° C. blieben die Katalasereaktion und die Schwärzung der Catechollösung, obschon geschwächt, beide noch ganz deutlich. Beim *Erhitzen* während *einer* Minute auf 100° C. sind beide völlig zerstört.

In physiologischer Hinsicht interessierte mich natürlich am meisten, wie sich das Enzym in Bezug auf das Saligenin verhalte. Fügt man das Rohenzym zu einer Saligenin-

1) O. Loew. Zeitschr. Biolog. Bd. XLIII.

lösung so tritt zwar *langsamer*, aber am Ende dennoch ebenso deutlich, wie bei Catechol, die Bildung des schwarzen, amorphen, in Wasser fast unlöslichen Stoffes hervor [1]).

Obschon dem Anschein nach, die Zersetzung des Catechols sehr schnell geschieht, ist dies nicht der Fall, denn man wird durch die intensiv schwarze Farbe sehr getäuscht. Ganz dasselbe trifft für Saligenin zu; ich beschickte eine Lösung von 1 mg. Saligenin in 2 cc. Wasser mit einigen Tropfen der Rohenzymlösung und erhielt einen sehr deutlichen Niederschlag. Die Lösung enthielt jedoch ebenfalls noch Saligenin, von dem 1 mg. war nur drei Viertel verschwunden.

Ich versuchte nun auch, ob diese beiden Oxydationen des Saligenins und des Catechols von einem selben Enzym verursacht würden, und war bei der Trennung mittels Erwärmens glücklicher als oben. Nach dem Erwärmen der Rohenzymlösung bis auf 85 C. war die Oxydation des Catechols noch ganz deutlich, eine Saligeninlösung blieb dagegen völlig unverändert, offenbar liegen also zwei verschiedene Enzyme vor, die ich bequemlichkeitshalber nach ihren charakteristischen Reaktionen Catecholase und Saligeninase nennen möchte [2]); ersteres, die Catecholase, bildet

---

1) Ob dieser schwarze Stoff, mit den bei alkalischer Reaktion aus Homogentisinsäure gebildeten Produkten identisch sei, konnte ich nicht erforschen. Auch durch sehr wenig Alkali wird das Catechol schwarz gefärbt, das Salix-Rohenzym braucht jedoch eine alkalische Lösung nicht, nur in zu stark sauren Media tritt die Schwärzung nicht ein.

2) Beide können also nach Obenstehendem Katalasen sein, brauchen es jedoch nicht zu sein, in letzterem Falle jedoch müssen sie von einer echten Katalase begleitet werden. Chodat. Ber. D. Chem. Ges. Bd. XXXV hat gezeigt, dass Peroxydasen und Katalasen gleichzeitig vorkommen können, ohne sich bei Ausübung ihrer spezifischen Funktion zu stören.

aus Catechol das schwarze Produkt, beide zusammen bilden aus Saligenin dem Anschein nach, denselben schwarzen Stoff; am Wahrscheinlichsten ist es also, dass die Saligeninase das Saligenin zu Catechol oxydiere. Dies zu beweisen gelang in Vitro nicht, weil ich die Saligeninase nicht von der Catecholase trennen konnte und also das gebildete Catechol sofort von letzterer Oxydase zersetzt wurde.

Im Gewebe liegen die Verhältnisse jedoch ganz anders, da geschieht die Catecholzersetzung und Bildung des schwarzen Stoffes lediglich bei Nekrobiose, nicht im lebenden Gewebe; ich meine weil die Catecholase in den Zellen räumlich von dem Catechol getrennt ist [1]), dagegen die Saligenase auf das Saligenin einwirken kann.

Dort in der lebenden Pflanze findet also nur die Umwandlung des Saligenins in Catechol statt, die Zersetzung des Saligenins muss jedoch schneller geschehen als ich in Vitro beobachten konnte.

Jedenfalls liefert die Spaltung des Saligenins mittels der vereinigten Wirkung beider Oxydasen das Beispiel einer Oxydation des Saligenins (Orthodioxybenzylalkohols C_6H_4 (CH_2 OH) OH wobei nicht, wie sonst stets im Laboratorium der Fall ist Salicylsäure das Endprodukt ist. [2]) Diese Spaltung beseitigt deshalb die Einwendung, die in chemischer Hinsicht wieder die Möglichkeit der Umwandlung des Saligenins in Catechol gemacht werden könnte.

1) Die Annahme einer räumlichen Trennung kommt mir viel wahrscheinlicher vor, als die Erklärung Palladins (die Atmungspigmente der Pflanzen, Hoppe Seylers Zeitschr. 1908), dass eine Bildung des Chromogens nur selten in den lebenden Pflanzen statt finde, weil der durch das Enzym auf das Chromogen übergetragene Luftsauerstoff durch Reduktasen wieder abgespalten werde.

2) Auf gelöste Salicylsäure hatten die Enzyme durchaus keine Wirkung.

Das Rohenzym oxydiert wie schon oben gesagt wurde ebenfalls die Hydrochinonlösung. Eine sich selbst überlassen mehrere Tage unverändert bleibende Lösung dieses Körpers wurde mit dem Rohenzym nach einer Stunde rötlich nach sechs Stunden braunrot gefärbt. Dies stimmt also ganz gut überein mit der Wirkung des aus *Vaccinium* erhaltenen Rohenzyms. Es zeigte sich, dass dieses im Grossen und Ganzen dieselben Reaktionen gibt [1]), ebenfalls Katalase enthält, aber Saligenin *nicht* oxydiert, die Saligeninase fehlt hier also.

Bei der ersten Arbeit hatte ich keine Gelegenheit die etwaigen Änderungen der Quantität des Catechols und des Salicins beim Austreiben im Frühjahr zu vergleichen, darum habe ich einige diesbezüglichen Versuche wiederholt und neue hinzugefügt um desto besser konstatieren zu können, ob die genannte Hypothese, das Catechol sei das endgültige Spaltungsprodukt des Salicins, richtig wäre oder nicht.

Beim Austreiben in Wasser gestellter Zweige im Dunkeln nimmt das Salicin bedeutend ab, das Catechol zu, ich habe die Quantität beider Stoffe verglichen und erhielt folgendes Resultat.

2 Mai 1909. Rinde vor dem Austreiben im Dunkeln.

Catechol	0.21 %	90 mg.
Salicin	2.35 %	987 „

3 Juli 1909. Rinde nach dem Austreiben im Dunkeln [2]).

Catechol	0.45 %	165 mg.
Salicin	1.67 %	619 „

1) Das Vacciniumenzym gab eine schwache Indophenolreaktion.
2) Vor dem Austreiben wurden von dicken Aesten Stücke abgeschnitten und analysiert, die übrigen Teile wurden in Wasser gestellt und nach dem Austreiben der etiolierten Schösslinge analysiert. Die Salicinbestimmung geschah wie in der ersten Abhandlung klargelegt wurde.

120 junge Schösslinge

Catechol	0.37 %	15 mg.
Salicin	3.0 %	120 „

kein Populin, kein Saligenin

Zusammen nach dem Austreiben 181 mg. Catechol.
739 „ Salicin.

Das Catechol hatte also um 90 mg. zugenommen, das Salicin um 248 mg. abgenommen, die Quantitäten verhalten sich wie 36 : 100; die Molekulargewichte wie 38 : 100.

Das stimmt also ganz gut, ebenso wie die Ergebnisse des in der ersten Abhandlung mitgeteilten Etiolierungsversuchs.

Vergleichen wir nun die Werte beim Austreiben der Sträucher im Freien, so bekommt man weniger gute Resultate, denn die Teile bilden kein abgeschlossenes Ganzes. Zufuhr und Abfuhr, Assimilation ist möglich, überdies beeinträchtigt das Vorhandensein des Populins die Ergebnisse, wie ich weiter unten dartun will.

27 März. Rinde und Knospen. (Zweiglänge 7.20 M.)
frisch 47 g. trocken 23.3 g.

Catechol	0.16 %	38 mg.
Glukose	1.81 %	422 „
Salicin	6.79 %	1582 „

25 April. Knospen ausgetrieben.

a. Rinde. (Zweiglänge 7.15 M.)
frisch 45 g. trocken 20 g.

Catechol	0.55 %	110 mg.
Glukose	1.95 %	391 „
Salicin	4.55 %	909 „

b. 250 junge Schösslinge trocken 4.8 g.

Catechol	0.46 %	22 mg.
Glukose	1.25 %	60 „
Salicin	4.50 %	216 „
Populin	2.09 %	100 „

Zusammen Salicin	1125 mg.	also —	457 mg.
Populin	100 „		
Catechol	132 „	+	94 „

Die Zunahme des Catechols verhält sich zu der Abnahme des Salicins wie 21 : 100.

Auch in anderen Fällen, wenn ich die Quantitäten Salicins und Catechols vor und nach dem Austreiben nicht gut vergleichen konnte, weil die Äste zu sehr verschieden waren, fand ich immer eine starke Zunahme des Catechols sowohl prozentisch wie absolut, ein neuer Beleg also, dass Catechol das definitive Produkt der Salicinspaltung ist.

Ebenfalls tun dies neue Versuche mit halbierten Blättern, bei denen die nächtliche Änderung der Quantitäten des Salicins und des Catechols verglichen wurden. [1])

Fünf Versuche, jeder mit 200 halbierten Blättern wurden an einigen Tagen gemacht und die gefundenen Werte addiert.

Ich fand für 1000 halbierte Blätter.

August. Abends 8 Uhr 1023 mg. Salicin, 83 mg. Catechol.
Morgens 5 Uhr 827 mg. Salicin, 142 mg. Catechol.

Das Catechol nimmt um 59 mg. zu, das Salicin um 196 mg. ab, beide Zahlen verhalten sich wie 30 : 100. Das Resultat ist fast dasselbe wie bei den Versuchen im Jahre 1902, wo ich das Verhältnis 31 : 100 fand.

In der Rinde dagegen nimmt während der Nacht das Salicin zu, das Catechol ab; hier sind die Zahlen wieder nicht so gut vergleichbar, weil die Äste selbst nicht so gut vergleichbar sind und auch kein abgeschlossenes Ganzes bilden.

---

1) Derartige Versuche habe ich auch früher angestellt, aber mit einer viel kleineren Zahl Blätter, obige Resultate sind deshalb genauer. Nur die Werte für Salicin und Catechol sind erwähnt, diejenige für Glukose nicht.

Auf 20 M. Zweiglänge mit 1000 Blättern, war in der Nacht die Zunahme des Salicins ± 290 mg., die Abnahme des Catechols 61 mg., also 21 : 100.

Im Allgemeinen jedoch bestätigen diese Ergebnisse völlig die Hypothese. In der Nacht wird in den Blättern das Salicin gespaltet, das Catechol bleibt an der Stelle, Glukose wird nach der Rinde transportiert und bildet dort aufs neue Salicin mit Hülfe des dortigen Catechols. [1]) Am Tage entsteht in den Blättern wieder neues Salicin aus Assimilationsprodukten und während der Nacht freigekommenes Catechol, mit anderen Worten Catechol bildet aus dem Transportstoff Glukose den transitorischen Reservestoff Salicin.

Im Frühjahr wird das Salicin der Rinde gespaltet und die Glukose verbraucht, das Catechol bleibt zum grössten Teil gespeichert, teils in der Rinde, teils in den jungen Schösslingen. Nur später im Sommer, wenn wieder ein Uebermass von Assimilationsprodukten der Rinde zufliesst, wird dieses Catechol der Rinde wieder in Salicin verwandelt, dann nimmt der Catecholgehalt wieder von ± 0.7 % ab bis ± 0.13 %, dem Salicingehalt zu.

Diese Salicinbildung erfolgt auch ganz gut in unterirdischen Teilen: die einige mM. dicken Wurzeln enthalten Salicin, ebenfalls Zweigstücke, welche als Stecklinge gedient und 4 Jahre im Boden gestanden hatten.

In kleinen Sträuchern mit viel Blättern ist im Herbst der Salicingehalt der Rinde so hoch, dass er dem in den Blättern gleichkommt, 6 bis 7 % des Trockengewichts. [2]) Wenn ich in dieser Zeit, zum Beispiel in den heissen Oktobertagen von 1908 (Temperatur 12 Uhr Nachmittags 70° C.,

1) Ob dabei Saligenin ebenfalls das Zwischenprodukt ist, konnte ich nicht entscheiden.

2) Für grosse Sträucher mit relativ wenig Blättern trifft dies nicht zu.

in der Nacht ± 50° C.) die Quantitäten Catechol und Salicin in den Blatthälften bestimmte, fand ich Abends und Morgens gleiche Werte (pro 100 Blatthälften 9 mg. Catechol, 80 mg. Salicin); die Blätter hatten in der Sonne gestanden von Morgens 8 Uhr bis Mittags 2 Uhr. Ob demnach die Salicinkonzentration die Stoffwanderung beeinfluszt oder nur das Konzentrationsgefälle der Glukose sie beherrscht, wäre noch weiter zu untersuchen; Rywosch[1]) hat darauf gewiesen, dass das Konzentrationsgefälle auch durch die aus den Leitbündeln in die umgebenden Zellen austretenden Wassermengen zu Stande kommt.

Im November enthalten die gelben, eben abfallenden Blätter (noch keine Nekrobiose, sonst werden sie schwarz) pro 100 ganze Blätter:

Catechol	3	mg.
Salicin	42	„
Glukose	90	„

Beide, Catechol und Salicin, also beträchtlich weniger als im Sommer; auch das Catechol scheint also im Herbste transportiert oder im Stoffwechsel zerstört zu werden.[2]) Letzteres kommt mir wahrscheinlicher vor, denn der Catecholgehalt der Rinde nimmt im Herbste nicht zu.

Das Populin der *Salix purpurea.*

Beim Vorhergehenden habe ich absichtlich das Populin noch völlig ausser Acht gelassen. In meiner ersten Arbeit erwähnte ich das Vorkommen des Populins in der Rinde und in den Blättern und fand den Populingehalt in den Blättern Abends und Morgens fast gleich, ein Betragen

---

1) Rywosch. Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. Bot. Ztg. LXVI.

2) Vergleiche das auf Seite 12 darüber Gesagte.

dem des Salicins völlig entgegengesetzt [1]). Zur Bestimmung extrahierte ich damals die Teile mit kochendem Wasser und versetzte den Extrakt mit Bleiacetat und Dinatriumphosphat (es wurde nur heiss filtriert, damit das Populin nicht auskristallisierte). Die Lösung brachte man auf Volum und liess sie erkalten, filtrierte das ausgeschiedene Populin ab und entzog dem Filtrat das noch gelöste Populin durch Ausschütteln mit Aether. Der Aetherrest und der Niederschlag wurden mit Salzsäure gekocht und die gebildete Menge Glukose auf Populin berechnet.

Weil ja eine derartige, zum Teil auf das Auskristallisieren des Populins gestützte Methode, eben an sich etwas Missliches hat, und das Ausschütteln mit Aether auch Schwierigkeiten bot, suchte ich eine andere Bestimmungsmethode, fand dabei jedoch erhebliche Schwierigkeiten.

Das Handelsemulsin spaltet Populin nicht und ebensowenig Hefe-emulsin, dagegen fanden Bourquelot und Herissey, [2]) dass das Emulsin des *Aspergillus niger* auch Populin hydrolysieren kann. Ich bereitete daher ein Rohenzymgemisch aus diesem Pilz, indem ich ihn in Raulinscher Flüssigkeit bei 35° C. züchtete und vor der Sporenbildung die Kulturen im Mörser zerrieb; den Brei liess ich drei Tage mit einigen Tropfen Chloroform stehen, presste denselben aus durch Planktongaze und filtrierte den Presssaft. Dieser Saft mit 96 prozentigem Alkohol versetzt gab einen weissen Niederschlag, der vom Alkohol abfiltriert, mit Alkohol gewaschen und zuletzt in Wasser gelöst wurde. So erhielt ich eine klare, farblose, die Feh-

1) Diese Bestimmungen waren jedoch durch die fehlerhafte Methode nicht zuverlässig, sodass sie für das Studium der physiologischen Bedeutung des Populins wertlos sind.

2) Bourquelot et Herissey. Sur les propriétés de l'emulsine des Champignons. Compt. Rend. CXXI.

lingsche Lösung nur sehr schwach reduzierende Flüssigkeit, die mehrere Enzyme enthielt. [1])

Zunächst prüfte ich die Wirkung auf Populin.

Die Versuche geschahen stets bei einer Temperatur von ± 40° C.

Nach einem Tage war von 100 mg. Populin 82 %, bei anderen Versuchen nach drei Tagen 97 % und 99 % des Populins gespaltet. Diese Spaltung wurde gemessen mittels der gebildeten Glukose (von der zugefügten Enzymlösung war die Glukosequantität bekannt). Überdies wurde am Ende des Versuchs die Flüssigkeit mit Aether ausgeschüttelt, im Aetherextrakte war dann Saligenin (siehe oben) und Benzoesäure nachzuweisen.

Zur Identifizierung der Benzoesäure wurde der Aetherextrakt sublimiert; der Beschlag gab das charakteristische Bleisalz und Silbersalz [2]) und mit Ammonia neutralisiert erhielt ich nach Einengen der Lösung und Hinzufügung von Wasser und eine Spur Ferrichloridlösung den isabellafarbigen Niederschlag.

Das Rohenzym aus *Aspergillus niger* spaltet jedoch auch ganz vorzüglich Salicin, Maltose und Saccharose, enthält daher Emulsin, Maltose und Invertin, wie diesbezügliche Versuche zeigten.

Wenn man darum das Rohenzym zur Populinbestimmung verwenden wollte, musste in folgender Weise verfahren werden: von einem Extrakt, das in der üblichen Weise aus Salixblättern oder Rinde hergestellt war, musste die Glukosequantität nach Inversion mittels des *Aspergillus*-enzyms bestimmt und davon abstrahiert werden:

---

1) Raciborski. Bull. int. Akad. d. sc. de Cracovie 1905 hat in *Aspergillus* eine Oxydase nachgewiesen, die Jodkalium zu Jodium oxydiert.

2) H. Behrens. Anleitung zur mikrochemischen Analyse.

1°. die vorhandene Glukose,
2°. die Glukose, welche von Salicinspaltung durch Emulsin,
3°. die Glukose, welche von Maltosespaltung durch Maltase,
4°. die Glukose (Laevulose) die von Saccharosespaltung durch Invertin herrührt.

Zum Beispiel 500 Blätter *Salix purpurea* L. Trocken 35 g. August '09.

Glukose		629 mg.	1.80 %
Salicin-Glukose	1466 mg.	Salicin 2329 mg.	6.65 %
Saccharose-Glukose (Laevulose)		351 mg.	1.0 %
Maltose-Glukose		500 „	1,43 %
Aspergillus-Glukose		3007 „	

Also 3007 — (629 + 1466 + 351 + 500) = 61 mg.
Populin-Glukose also 132 mg. Populin 0.38 %.

Diese Bestimmungsmethode hat jedoch nur Wert, wenn eine relativ sehr bedeutende Quantität Populin vorliegt, denn die Bestimmungsfehler, die bei einer derartigen Enzymspaltung niemals völlig zu vermeiden sind, kumulieren sich bei dem Wert, den man für das Populin berechnet. [1])

Für *Salix purpurea* ist also die Methode ungeeignet, denn der Populingehalt ist klein und zeigt grosse individuelle Schwankungen: einige Exemplare haben Blätter mit einem Gehalt von 1.9 % bis 2 %, in andern fehlt das Glykosid in den erwachsenen Blättern fast ganz.

Stets jedoch tritt das Populin deutlich hervor beim Austreiben im Frühjahr, die jungen Schösslinge enthielten anfangs Mai pro 100 Stück 30 bis 40 mg. Populin, die

1) Das benutzte Emulsin hydrolisiert weder Saccharose noch Maltose, das Invertin weder Salicin noch Maltose, die Maltase nur Maltose. Die Behauptung Marino's und Fiorentino's (Gazzetta 1906), dass Maltase auch Salicin spaltet, trifft für das von mir benutzte Preparat nicht zu.

etiolierten Schösslinge enthalten es durchaus nicht, ebensowenig wie Saccharose. Diese Tatsache erklärt auch, warum die gefundenen Werte des Verhältnisses zwischen Catechol und Salicin in den etiolierten Schösslingen und deren Zweige so viel mehr wie in den normalen Zweigen mit dem theoretischen Werte (38 : 100) übereinstimmen.

Beim Austreiben der Zweige, die im Dunkeln in Wasser gestellt werden, verhalten sich Catechol und Salicin wie 36 : 100, beim Austreiben der Zweige im Freien wie 21 : 100, verhältnismässig ist die Abnahme des Salicins also zu gross. Die Erklärung liegt auf der Hand; bei letzterem Versuch hat zwar das Salicin stark abgenommen, das Populin hat jedoch in den Schösslingen zugenommen. Populin nämlich ist Benzoylsalicin, eine Ueberführung des einen Glykosides in das andere ist leicht zu erwarten (siehe unten).

Salix purpurea mit seinem grossen Salicin- und kleinen Populingehalt, war also kein geeignetes Objekt zum Studium letzteren Glykosides und deshalb dehnte ich meine Untersuchungen auf die Populusarten aus.

Versuche mit Populus-Arten.

Schon längst ist das Populin in der Rinde und in den Knospen und Blättern von *Populus tremula* L., *P. nigra* L., *P. pyramidalis Rozier* und *P. monilifera Ait.* aufgefunden worden.[1]) Neben dem Populin kommt in den meisten Species Salicin vor.

In allen von mir untersuchten Arten *P. alba* L., *P. pyramidalis Rozier*, *P. monilifera Ait*, *P. canadensis Mchx*, *P. balsamifera* L. fand ich bedeutende Quantitäten Catechol, das als das endgültige Spaltungsprodukt des Salicins, aber wahrscheinlich auch des Populins zu betrachten ist.

---

1) Braconnot. Ann. d. Chim. et de Phys. T. 44. S. 296.

Populin ist Benzoylsalicin, man würde daher vielleicht erwarten Benzoylcatechol als Spaltungsprodukt des Populins zu finden; dies trifft jedoch nicht zu.

Benzoylcatechol löst sich schwierig in kaltem Wasser, gut in heissem Wasser, Alkohol und Aether. Beim Ausschütteln des Warmwasserextraktes der Teile mit Aether musste es also, wenn vorhanden, im Aetherextrakt zu finden sein. Dieser Extrakt wurde daher in heissem Wasser gelöst und der beim Erkalten gebildete Niederschlag auf Benzoylcatechol geprüft. Kein Sublimat war zu erhalten, also kein Benzoylcatechol, denn, weil dieses ja ganz gut subliniert, hätte man es im Beschlage finden müssen.

In *Populus monilifera Ait*, *P. alba* L. sowie *Salix purpurea* konnte ich also kein Benzoylcatechol nachweisen, das Vorhandensein desselben war aber auch nicht wahrscheinlich, denn aus den Knospen der *Populus monilifera* erhielt ich ein Rohenzymgemisch, das nicht nur Salikase enthielt, sondern auch Populin spaltete, welche Spaltung mir mit dem Rohenzym aus *Salix purpurea* misslang. In *Populus monilifera* liegt demnach noch ein anderes Enzym, das ich Populase nennen möchte, vor. Bei einem Versuch erhielt ich aus 100 mg. Populin, neben Saligenin und Benzoesäure die im Aetherextrakt zu finden waren, ± 12 mg. Glukose, also war 36 % des Populins gespaltet; bei einem andern Versuch erhielt ich aus 100 mg. Populin ± 25 mg. Benzoesäure, also war 80 % des Populins gespaltet. Ob bei dieser Spaltung zeitweilig Salicin gebildet wird, konnte ich nicht entscheiden, wahrscheinlich ist es jedoch, denn in einem Falle fand ich nach 24 Stunden

1) Es gelang mir nicht Populase und Salikase zu trennen, sodass die Wirkung der Populase allein auf Salicin nicht geprüft werden konnte.

sehr viel Benzoesäure und nur sehr schwache Reduktion der Fehlingschen Lösung.

Das Populin kann also in der Pflanze leicht in Salicin verwandelt werden, es gelang mir aber nicht, die Benzoesäure in den Teilen zu finden, diese scheint sofort verarbeitet zu werden.

Als erstes Objekt wählte ich *Populus monilifera*, weil nach van Ryn, „die Glykoside" in den Blättern kein Salicin vorhanden sein sollte.

Populin war in den Blättern vorhanden, obschon es bei den kleinen Quantitäten, die ich zu meinen Versuchen benutzte, aus den Extrakten nicht auskristallisierte. Wurde jedoch der Blätterextrakt durch das Rohenzym aus *Aspergillus niger* gespaltet, so war Benzoesäure nachzuweisen.

Salicin war aber ebenfalls anwesend und zwar in ziemlich grosser Quantität und obschon also die Aussicht auf eine genaue Populinbestimmung nicht gross war, untersuchte ich dennoch das Austreiben im Frühjahr und die nächtliche Abfuhr aus den Blättern, leider mit keinem Resultat in Bezug auf das Populin, denn es zeigte sich, dass ein so grosser Saccharosegehalt vorlag, dass von einer Populinbestimmung nicht die Rede sein konnte.

So fand ich im August in den Blättern:

1,1 bis 2 % Glukose, 1,5 bis 2,0 % Salicin, 0,3—0,8 % Maltose
4,8—5,7 % Saccharose , 0,15 bis 0,20 % Populin.

In den Zweigen im Sommer:

1 % Glukose, 1.1 % Salicin, 2 % Maltose, 2 %, Saccharose
± 0,2 % Populin.

Es scheint mir jedoch, dass die Ergebnisse auch für das Studium des Salicins und der Saccharose einigen Wert haben, weshalb ich sie hier mitteilen will.

Versuch mit an den Bäumen austreibenden Zweigen.

27 März. Rinde und Knospen, trocken 70 g. [1])

Catechol	0.02 %	15 mg.
Glukose	1.20 „	838 „
Salicin	1.90 „	1331 „
Saccharose	3.01 „	2106 „

17 Mai. Rinde und junge Schösslinge, trocken 65 g.

Catechol	0,06 %	38 mg.
Glukose	0.90 „	584 „
Salicin	1.99 „	1295 „
Saccharose	1.0 „	658 „

Die Saccharose nimmt also bedeutend ab, 69 % des Ganzen, das Salicin hat nur wenig abgenommen 36 mg., hat prozentisch sogar zugenommen, das Catechol hat um 23 mg. zugenommen.

Bei einem zweiten Versuch mit Zweigen, welche im Dunkeln in Wasser gestellt wurden, Wurzeln entwickelten und ganz gut austrieben, war das Resultat folgendes:

29 März. Vor dem Austreiben, Knospen und Rinde, trocken 30 g.

Catechol	13 mg.	0.04 %
Glukose	224 „	0.74 %
Salicin	595 „	1.98 %
Saccharose	1198 „	4.00 %

16 Mai. Nach dem Austreiben der etiolierten Schösslinge. Rinde trocken 21 g.

Catechol	34 mg.	0.16 %
Glukose	63 „	0.30 %
Salicin	511 „	2.43 %
Saccharose	80 „	0.38 %

---

1) Das Holz enthielt im März weder Salicin, noch Saccharose, im Mai kein Salicin aber kleine Quantitäten Saccharose, so klein dass letztere vernachlässigt werden konnten.

Junge etiolierte Schösslinge, trocken 2.6 g.

Catechol	3 mg.	0.12 %
Glukose	53 „	2.04 %
Salicin	50 „	1.92 %
Saccharose Spuren.		

Zusammen.	Catechol	37 mg.
	Glukose	116 „
	Salicin	560 „
	Saccharose	80 „

Hier hatte die Saccharose noch viel stärker abgenommen, das Salicin war um 35 mg. abgenommen, das Catechol um 24 mg. zugenommen.

Die Abnahme des Salicins ist in beiden Fällen klein und sofort erregt es die Aufmerksamkeit, dass das Verhältnis der Abnahme des Salicins und der Zunahme des Catechols ganz verschieden ist von dem bei *Salix purpurea.*

Beim normalen Austreiben ist das Verhältnis 64 : 100, beim Austreiben in Wasser gestellter Zweige im Dunkeln 66 : 100, während der theoretische Wert 38 : 100 ist. Die Zunahme des Catechols ist also grösser als nach der Abnahme des Salicins zu erwarten wäre. Ich meine diese Tatsache dadurch erklären zu können, dass das Populin ebenfalls gespaltet wird und bei der Spaltung, welche vielleicht das Salicin als Zwischenprodukt liefert, auch Catechol das Endprodukt ist [1]). Leider war eine genaue Populinbestimmung hier nicht möglich, sodass die Annahme nicht kontrolliert werden konnte.

---

1) Das aus den Knospen erhaltene Rohenzym enthielt, ebenso wie bei *Salix purpurea* Katalase. Zu derartigen Versuchen mit Catechol und Saligenin wie bei *Salix purpurea* eignet das Rohenzym sich nicht so gut, weil es nicht so rein erhalten werden konnte und sich selbst überlassen, bald an der Luft sich bräunte. Beim Zusatz von H_2O_2 wird die Guajakemulsion gebläut.

Ich beobachtete hier in Bezug auf das Populin wieder dasselbe Verhalten, wie bei *Salix purpurea*, die etiolierten Schösslinge enthielten zwar Salicin, aber kein Populin, im Gegensatz zu den normalen grünen Schösslingen, wo beide vorlagen; ebenfalls war Saccharose in den etiolierten Schösslingen nicht vorhanden.

In den ruhenden Knospen ist nur Salicin, kein Populin oder Saccharose zu finden. Beim Austreiben erscheinen vorübergehend auch Spuren Saligenin. Benzoesäure konnte ich niemals auffinden.

Ich hatte nur die Gelegenheit fast reife männliche Kätzchen, keine weiblichen zu analysieren, fand in ersteren pro 100 Kätzchen:

19	mg.	Catechol	0.11 %
525	„	Glukose	3.09 %
65	„	Salicin	0.38 %
511	„	Saccharose	3.— %

Jetzt noch einige Betrachtungen über den Rohrzucker, dem man früher keine allgemeine Bedeutung zuschrieb, der jedoch durch spätere Untersuchungen mehr in den Vordergrund getreten ist.

Früher kannte man gewissermassen nur die Saccharose beim Zuckerrohr, bei der Zuckerrübe und in einigen anderen Pflanzen, wo sie ebenfalls als Reservestoff zu betrachten war. Nachher haben Schulze und Frankfort[1]) mittels der Fällung durch Strontianhydroxyd und hat Bourquelot[2]) mit Hülfe der Invertinspaltung und durch Beobachtung der Rotation das Vorhandensein der Saccharose in sehr vielen Pflanzenarten, ja in fast allen

1) Schulze und Frankfort. Zeitschrift physiol. Chem. Bd. XX.

2) Bourquelot, Em. Le sucre de canne dans les végétaux. Journ d. Pharm. et de Chim. 1903.

Keimpflanzen und auch in den Blättern z.B. der Kirsche Birne, Erle, Hasel [1]) nachgewiesen. In 1893 haben Brown und Morris [2]) durch ihre eingehenden Versuche mit *Tropaeolum* gezeigt, dass die Saccharose bei der Assimilation eine wichtige Rolle spielen kann; sie behaupten sogar dass der ganze erworbene Kohlenstoff zunächst in Rohrzucker übergeführt werde, welche Behauptung jedenfalls noch nicht bewiesen ist. Gewiss nimmt in den Blättern von *Tropaeolum* und von *Beta vulgaris* L. [3]) am Tage die Saccharosequantität zu und nimmt während der Nacht ab, der Rohrzucker ist demnach als ein Reservestoff zu betrachten, der bei der Assimilation vorübergehend gespeichert werden kann, weil der Transport der Assimilate nicht so schnell vor sich geht wie die Bildung.

Hier bei *Populus monilifera* ist, wie das Betragen im Frühjahr zeigt, der Rohrzucker ebenfalls als ein Reservestoff zu betrachten, der beim Austreiben benutzt wird und auch sein Verhalten in den Blättern schliesst sich dem von Brown und Morris bei *Tropaeolum* Beobachteten an.

August 1908 33 halbierte Blatthälften Abends 8 Uhr.

Catechol	13	mg.
Glukose	36	„
Salicin	152	„
Saccharose	275	„

Kontrollversuch am folgenden Morgen.

Catechol	19	mg.
Glukose	37	„
Salicin	127	„
Saccharose	180	„

---

1) Lippmann. Chemie der Zuckerarten.

2) Brown und Morris. Journ of the Chem. Society. 1893.

3) Gerard. Compt. Rend. T. XCVII.

Die Saccharose hat also während der Nacht um 35 % (in einem andern Versuche um 32 %) abgenommen, das Salicin um 16 % abgenommen, das Catechol zugenommen; die Zunahme des Catechols verhält sich zu der Abnahme des Salicins wie 24 : 100. Die Beobachtungen an *Populus monilifera* bestätigen also das in Bezug auf Salicin und Catechol bei *Salix purpurea* Gesagte.

Aus den jungen Schösslingen von *Populus monilifera* erhielt ich in derselben Weise wie oben ein Rohenzymgemisch, das Invertin, Maltase, Salikase, ein Populinspaltendes Enzym, Populase, überdies Katalase, und wahrscheinlich Catecholase und Saligeninase enthielt. Butkewitsch[2]) fand in der Rinde viel Diastase; auch hier also lenkt[1]) eine stattliche Zahl Enzyme den Stoffwechsel, gerade so wie Shibata[3]) für wachsende Bambusschösslinge beobachtete und Went[4]) z.B. für *Monilia sitophila* nachwies.

Einige Bestimmungen der Blätter von *Populus canescens* Sm. und *Populus alba* L. ergaben auch dort das Vorhandensein von Salicin, Populin und Saccharose; das Populin kristallisiert zwar leichter aus den Extrakten aus, aber der Gehalt ist ebenfalls klein, sodass diese Arten sich ebensowenig zum Studium der Bedeutung des Populins eigneten. Bessere Resultate versprach *Populus tremula* L., weil nach Van Ryn, „die Glykoside", das Populin daraus bereitet wird. In der Rinde fand ich jedoch nur Spuren Populin im Herbste. In den Blättern war der Populingehalt, obschon grösser als bei den übrigen Species (0,3—0,5 %),

1) Auf Eiweiss spaltende Enzyme habe ich das Rohenzym nicht untersucht.

2) W. Butkewitsch. Biochem Zeitsch. X. 1908.

3) K. Shibata. Bot. Mag. Vol. XVII.

4) F. A. F. C. Went. Jahrb. Wiss. Botanik. Bd. XXXVI.

dennoch klein in Bezug auf den Salicingehalt (2%) und den Saccharosegehalt (5%), sodass die Bestimmung mit dem Aspergillusenzym keine genaue Resultate gab.

Die Saccharose verhielt sich hier ganz wie bei *Populus monilifera*, ebenfalls das Salicin; ersterer Stoff nahm während der Nacht um 20% ab, letzterer um 25%. Das Catechol nahm zu; eine genaue Bestimmung war jedoch durch anwesendes Harz unmöglich. Im Allgemeinen bestätigen also diese Ergebnisse das bei *Salix purpurea* Gesagte.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

---

1. Das Arbutin ist bei *Vaccinium Vitis idaea* als ein Reservestoff zu betrachten, der hauptsächlich in den Blättern lokalisiert ist und beim Austreiben der jungen Schösslinge im Frühjahr benutzt wird.
2. Diesem Verbrauch geht eine Spaltung mittels eines Enzyms voran; bei dieser Spaltung werden Hydrochinon und Glukose gebildet. Ersteres bleibt zum Teil in den alten Blättern und jungen Teilen gespeichert und wird wieder zu Arbutin zurück gebildet, wenn die Assimilation anfängt, zum Teil wird es sofort beim Entstehen im Stoffwechsel weiter abgebaut. Im Herbste ist kein freies Hydrochinon in den Blättern vorhanden.
3. *Pirus communis* enthält nur kleine, sehr wechselnde Quantitäten Hydrochinon, jedoch verhältnismässig viel grössere Mengen eines Hydrochinonglykosides, das wahrscheinlich mit Arbutin identisch ist. Dieses Glykosid spielt ebenfalls die Rolle eines Reservestoffs, der in den Blättern gebildet und in der Rinde, weniger im Holze der oberirdischen Zweige aufgespeichert wird.
4. Beim Austreiben im Frühjahr wird das Glykosid konsumiert, nach vorhergehender Spaltung mittels eines Enzyms. Das aromatische Spaltungsprodukt, Hydrochinon, bleibt während einiger Zeit beim Austreiben völlig gespeichert; die Zunahme des Hydrochinons

verhält sich also zu der Abnahme des Arbutins wie die Molekulargewichte. Nach dem Anfang der Assimilation nimmt das Hydrochinon schnell ab, das Arbutin zu und bildet Hydrochinon aus dem Transportstoff Glukose den Revervestoff Arbutin.

5. Aus den jungen Schösslingen von *Salix purpurea* L. und *Populus monilifera* Ait. erhielt ich ein Rohenzymgemisch, das Salicin in Glukose und Saligenin spaltet. Einige Versuche deuten auf eine reversible Wirkung hin.
6. In jungen Schösslingen und in der Salix-Rinde, die dieses Enzym, Salikase enthielten und wo das Salicin in Abnahme begriffen war, konnte ich dennoch oft kein Saligenin nachweisen, ein neuer Beleg für die schnelle Umwandlung des Saligenins, wobei nach zahlreichen Versuchen Catechol das Endprodukt bildet.
7. Beim Austreiben im Frühling erscheinen während einiger Tage ziemlich grosse Quantitäten Saligenin in den jungen Schösslingen und Kätzchen [1]) und fehlt das Catechol fast völlig. Innerhalb einiger Tage ändert sich der Zustand gänzlich, Saligenin verschwindet wieder, Catechol tritt schnell auf. Die Rinde zeigt diesen Saligeningehalt nie.
8. Das aus den *Salix purpurea* Knospen erhaltene Rohenzymgemisch enthielt nebst Salikase und Katalase, zwei spezifische Oxydationsenzyme, welche von Lakkase und Tyrosinase verschieden sind. [2]) Sie wurden, ihren charakteristischen Reaktionen gemäss mit den Namen Saligeninase und Catecholase belegt. Beide sind durch Erhitzen zu trennen, denn bei 85° C. war die Saligeninase zerstört, die Catecholase jedoch nicht.

---

1) Nur männliche Kätzchen wurden untersucht.

2) Ebenfalls sind sie von den Oxydasen aus Bierhefe und Gerstenmalz verschieden.

Letztere zersetzt das Catechol unter Bildung eines schwarzen, in Wasser fast unlöslichen, amorphen Stoffes und hat keine Wirkung auf Saligenin. Beide zusammen bilden dem Anschein nach, aus Saligenin dasselbe Endprodukt wie die Catecholase aus Catechol. Die Annahme liegt also auf der Hand, dass die Saligeninase aus Saligenin Catechol bilde. Diese Oxydationsspaltung des Salicylalkohols ist also von einer Oxydation im Laboratorium, wobei stets Salicylsäure entsteht, durchaus verschieden.

In den lebenden Geweben scheint also die Catecholase räumlich von dem Catechol getrennt zu sein, sodass die Bildung des schwarzen Stoffes nur bei Nekrobiose hervortreten kann, die Saligeninase dagegen ist vom Saligenin nicht räumlich getrennt, sodass die Catecholbildung erfolgen muss.

9. Die Abnahme des Salicins und die Zunahme des Catechols verhalten sich beim Austreiben der im Dunkeln in Wasser gestellten Zweige fast wie die Molekulargewichte (100 : 36). Beim Austreiben an der Pflanze im Freien ist das Verhältnis weit mehr vom theoretischen Wert verschieden (100 : 21). Die Abnahme des Salicins ist verhältnismässig zu gross, was meiner Meinung nach, zum Teil durch die Populinbildung auf Kosten des Salicins erklärt wird. In den grünen, jungen Schösslingen nämlich ist viel Populin, in den etiolierten gar keines.

10. Im ganzen Sommer wird das Salicin tagsüber in den Blättern gebildet, in der Nacht zum Teil gespaltet und die Glukose nach der Rinde transportiert, während das zurückgebliebene Catechol am folgenden Tage wieder neue Glukose zu Salicin bindet. Kommt jedoch im Herbst der Salicingehalt in der Rinde dem in den Blättern gleich, so wird der Transport gehemmt, die

nächtliche Salicinabnahme und Catecholzunahme halten ein.

11. Der Populingehalt tritt in den Blättern und in der Rinde von *Salix purpurea* gegenüber den Salicingehalt sehr zurück, und zeigt grosse individuelle Schwankungen; die ausgearbeitete Bestimmungsmethode gab daher keine zuverlässige Ergebnisse in Bezug auf die physiologische Bedeutung des Populins.

12. Ebenso war dies der Fall bei *Populus monilifera* Ait. und *Populus tremula* L. Das Salicin und Catechol verhalten sich hier im Grossen und Ganzen wie bei *Salix purpurea;* das Austreiben der Knospen untersuchte ich bei *P. monilifera* und fand hier die Zunahme des Catechols im Verhältnis zu der Abnahme des Salicins zu gross (61 : 100). Diese Tatsache ist dadurch zu erklären, dass das Catechol ebenfalls das Endprodukt der Populinspaltung ist. Ich erhielt nämlich aus diesem Objekt nebst Salikase noch ein anderes Enzym, die Populase, die Benzoesäure vom Populin (Benzoylsalicin) abspaltet, sodass Saligenin- und Catecholbildung leicht aus Populin stattfinden kann. Im Rohenzym der Knospen fand ich überdies Katalase, wahrscheinlich Saligeninase und Catecholase.

Etiolierte Schösslinge enthielten lediglich Salicin, kein Populin, normale Schösslinge beide Glykoside ebenso wie bei *Salix purpurea.*

13. Saccharose wurde bei *Salix purpurea* L., *Populus alba* L., *Populus monilifera* Ait., *Populus tremula* L. nachgewiesen, bei den drei letzteren in grossen Quantitäten.

Der Rohrzucker bildet in der Rinde einen Reservestoff, der beim Austreiben verbraucht wird. In den Blättern wird er am Tage gespeichert, nimmt jedoch während der Nacht in diesen Teilen ab und häuft

sich in der Rinde an. Aus den jungen Schösslingen erhielt ich auch Invertin.

14. Die Versuche mit *Vaccinium Vitis idaea* L., *Pirus communis* L., *Salix purpurea* L., *Populus monilifera* Ait. und *Populus tremula* L. bestätigen also die Hypothese, dass die Verbindungen der Benzolderivate mit Kohlenhydraten zur Bildung schwer diosmierender Stoffe dienen, die sich zur Aufspeicherung der Zucker in den Zellen eignen.

AMERSFOORT, August 1909.

NACHTRAG.

Nachdem ich meine Arbeit schon abgeschlossen hatte, erhielt ich Einsicht von zwei neuen Mitteilungen [1]) auf dem Gebiete der Oxydasen, welche Mitteilungen sich bemühen den Enzymcharakter der Lakkase in Abrede zu stellen. Obschon die obenerwähnten Salixoxydasen von Lakkase durchaus verschieden sind, schien es mir doch erwünscht, diese Untersuchungen eingehend zu betrachten, ins besondere weil Dony-Hénault seine Betrachtungen auch auf andere Oxydasen ausdehnt. Schon Bertrand, der Entdecker der Lakkase hat auf den Mangangehalt der Rhus-Lakkase gewiesen und gezeigt, dass das Mangan bei der Oxydation des Hydrochinons zum Beispiel eine bedeutende Rolle spielt. Ebenfalls stellte Bertrand fest, dass die Lakkase gegen kleine Zusätze von Säuren sehr empfindlich ist und schloss aus diesen Beobachtungen, dass die Rhus-Lakkase ein Enzym ist, dem die Formel Mn. R. zukommt, in welcher Formel R. eine sehr schwache organische Säure darstellt, vielleicht von proteidem Charakter.

Trillat [2]) behauptet, dass aromatische Stoffe in eiweisshaltigen Lösungen, durch kleine Mengen von Mangansalzen, bei schwach alkalischer Reaktion schnell oxydiert werden. Dony-Hénault stellte nun ein gewissermassen, künstliches Enzym dar, indem er 25 g. arabisches Gummi, 3 g. Manganformiat, 2 g. Natriumkarbonat und 10 gr. Seignet-

---

1) O. Dony-Hénault. Contribution à l'étude méthodique des oxydases. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique 1908 und 1909.

Hans Euler und Ivan Bolin. Zur Kenntniss biologisch wichtiger Oxydationen. Hoppe Seylers Zeitschr. f. physiol. chemie 1908.

2) A. Trillat. Compt. R. 1903, S. auch Czapek Biochemie der Pflanzen.

tesalz in 300 c.c. Wasser löste, die Lösung durch Glaswolle filtrierte, mit Alkohol versetzte und den mit Alkohol gewaschenen Niederschlag wieder in Wasser löste. Dies wurde noch einmal wiederholt und der erhaltene Niederschlag bestand hauptsächlich aus Gummi, enthielt jedoch Mangan und war schwach alkalisch, die Salze werden also bei der Alkoholfällung der Kolloïde mitgerissen.

Die also erhaltene, künstliche Enzymlösung zeigte die Reaktion mit Guajakemulsion (Bläuung ohne Hinzufügung von H_2O_2) und oxydierte Hydrochinon zu Chinhydron. [1])

Nach den Beobachtungen Trillat's ist dies nicht überraschend, weil ja Mangansalze anwesend sind und die Reaktion alkalisch ist; Dony-Hénault schliesst hieraus jedoch, dass die Lakkase nicht in der Pflanze präformiert zu sein brauche. Dieser Autor hat auch sehr eingehend untersucht, dass zwar Mangansalze allein einen fördernden Einfluss auf die Hydrochinonoxydation haben, und ebenfalls die Hydroxylionen, dass die Wirkung beider Faktore kombiniert jedoch viel grösser ist, als aus einer einfachen Addierung beider Wirkungen hervorgehen würde. [2]) Die Hydroxylionen üben entscheidend kräftiger Wirkung aus und ihre Konzentration braucht daher nur ausserordentlich schwach zu sein. Die Hinzufügung von Seignettesalz macht die Wirkung gegenüber Guajakemulsion, welche sonst schwach bleibt, viel stärker, wahrscheinlich weil das Salz die Ausfällung der Mangansalze durch das Alkali verhindert.

Eigentümlich ist es auch, dass ein derartig angefertigtes Enzym gegen Erwärmen bis auf 100 C. empfindlich ist,

---

1) Das künstliche Enzym gab die Guajakolreaktion nicht. Dony-Henault zeigte jedoch, dass diese nicht von Mangansalzen, sondern von Eisensalzen mit Hydroxylionen kombiniert, hervorgerufen wird.

2) Dies erinnert an das Verhalten von Enzymen in Bezug auf ihre Ko-Enzyme.

dann wird *seine Wirkung sehr geschwächt, obschon nicht vernichtet.* (Nach 15′ auf 100° C. verursachte das Enzym noch eine sehr deutliche Hydrochinonoxydation und schwache Bläuung der Guajakemulsion).

Wenn der Autor daher sagt: „Il y a lieu de considérer comme purement fantaisiste et denué de tout fondement expérimental réel, la conception de la nature diastasique de la laccase. La laccase n'existe pas dans les arbres à laque. C'est une création accidentelle de la précipitation alcoolique," so scheint mir dieser Schluss doch etwas verfrüht; es ist noch nicht bewiesen, dass die Wirkung der Lakkase ausschliesslich von dem darin anwesenden Mangan und den freien Hydroxylionen verursacht wird, weil ein künstliches Präparat eine ähnliche Wirkung hervorrufen kann.

Bertrand glaubt den organischen Bestandteil der Lakkase auch in andern Pflanzen z. B. *Medicago sativa* gefunden zu haben und er nannte diesen Stoff ebenfalls Lakkase. Euler und Bolin haben dieser Lakkase, welche an und für sich keine Oxydation des Hydrochinons hervorrufen kann, Mangalsalze hinzugefügt. Es zeigte sich, dass die Lakkase den Oxydationsverlauf beschleunigt und dass sehr schwach saure Präparate (Indikator Phenolphtalein) ebenfalls Hydrochinon oxydierten im Gegensatz zu den Betrachtungen Dony-Hénault's.

Ueberdies wurde die untersuchte Lakkase durch Kochen ihrer Lösung nicht geschwächt, sodass sie zwar einen Katalysator enthält, aber kein Anlass besteht, die Lakkase vom Medicagotypus zu den Enzymen zu rechnen. Diese Medicago-Lakkase enthielt jedoch organische Säuren, deren Natriumsalze die Oxydation des Hydrochinons in noch höherem Grade beschleunigen. [1])

---

1) Dony-Henault behauptet dagegen, dass diese Natriumsalze der schwachen organischen Säuren freie Hydroxylionen ent-

Mich interessierte natürlich am meisten, wie sich einerseits das künstliche Enzym von Dony-Hénault gegenüber Catechol verhalte und andererseits, ob die obenstehenden Betrachtungen auch für die Salixoxydasen zutreffen würden.

Wenn ich nach den Vorschriften Dony-Hénault's die Lakkase anfertigte, so erhielt ich ein Präparat, das mit Guajak und Hydrochinon vorzüglich reagierte, jedoch eine Catechollösung nach 24 Stunden nur sehr schwach, und eine Saligeninlösung gar nicht färbte, sodass die künstliche Lakkase in ihrer Wirkung durchaus von der Catecholase und Saligeninase verschieden ist.[1])

Auch prüfte ich das gesammte Rohenzym aus *Salix purpurea*, denn eine Trennung war ja unmöglich, auf Mangan. Dabei benutzte ich die Bildung der blaugrünen Perle: wenn man nämlich manganhaltige Salze mit wasserfreiem Natriumkarbonat am Oehr eines Platindrahtes zusammenschmilzt, so entsteht nach dem Erkalten eine blaugrün gefärbte Perle, deren Färbung in der reduzierenden Lötrohrflamme verschwindet, beim Einbringen in die oxydierende Lötrohrflamme wieder zum Vorschein kommt.

Das Rohenzym aus *Salix purpurea* zeigt die Manganreaktion *nicht*.

Die Reaktion der Rohenzymlösung war mit Lakmuspapier neutral, mit Rosolsäure schwach alkalisch; besonders schwach bei dem Rohenzym aus den jungen Teilen, dem die kräftigste Wirkung zukommt. Die obenerwähnten

---

halten, worauf die Wirkung zurückgeführt werden könnte, während Phenolphtalein hier als Indikator untauglich sei.

1) Natriumkarbonat z. B. färbt eine Catechollösung schnell grün, dann braunschwarz; m. a. W. Hydroxylionen üben eine starke oxydierende Wirkung auf Catechol aus.

Reaktionen des Rohenzyms mit Saligenin, Catechol u. s. w. wurden also in sehr schwach alkalischer Lösung zu Stande gebracht, aber diese Gegenwart freier Hydroxylionen ist keine unerlässliche Bedingung, wie aus Folgendem hervorgeht.

Die Rohenzymlösung wurde mit Spuren HCl versetzt, bis die Flüssigkeit mit Lakmuspapier und Rosolsäure schwach sauer reagierte, dann zeigte sie die Reaktion mit Catechol dennoch ganz vorzüglich. So war auch der aus den alten Blättern ausgepresste Saft deutlich sauer (Lakmuspapier), und gab eine schnelle Schwarzfärbung des Catechols. Fügt man der Enzymlösung jedoch mehr Salzsäure hinzu, so wird die Oxydation sehr stark verzögert und gehemmt.

Die Betrachtungen Dony-Hénault's haben deshalb hier keine Gültigkeit, weder für die Catecholase, noch für die Saligeninase, denn Mangan ist abwesend und die Anwesenheit freier Hydroxylionen wirkt zwar fördernd, ist jedoch kein Erforderniss.

Darauf deutet schon der Umstand hin, dass die Guajakreaktion, welche von der Kombination freier Hydroxylionen mit Mangansalzen so stark hervorgerufen wird, hier durchaus nicht eintritt. [1])

Die Rohenzymlösung färbt eine Salicylsäurelösung nicht, das deutet darauf hin, dass ebensowenig wie Manganionen, hier Eisenionen anwesend seien. [2])

---

1) Ein Beweis ist dies freilich nicht, denn schon Schönbein beobachtete, dass Gerbstoffe z. B. auf die Guajakbläuung hemmend wirken.

2) In der Asche der kleinen Quantität des Rohenzyms (aus jungen Teilen denn aus erwachsenen ist es nicht so rein), worüber ich im Herbste verfügen konnte, war mittelst der Reaktion mit Ferrocyankalium ebensowenig Eisen nachzuweisen.

Es schien mir nun auch erwünscht zu prüfen, wie sich das System Hydroperoxyd-peroxydase, das von Chodat mit der Lakkase verglichen, ja fast identifiziert worden ist, verhalte [1]). Die Peroxydase erhielt ich aus dem Meerrettig, durch Abschaben und Auspressen. Der Presssaft wurde mit Alcohol versetzt und der Niederschlag mit Alcohol ausgewaschen, zuletzt in Wasser gelöst. Diese Lösung oxydierte, nach Hinzufügung von Wasserstoffsuperoxyd Guajak und Catechol energisch, gab eine sogar stürmische Reaktion mit Hydrochinon, war jedoch deutlich sauer (Indikator Lakmus, Lakmoid und Rosolsäure) und gab keine Manganperle. Hier treffen also die Betrachtungen Dony-Hénault's ebensowenig zu.

Ebenfalls stellte ich ein Enzym aus *Russula emetica* Fr. in derselben Weise dar. Dies oxydierte schnell Tyrosin (enthielt also Tyrosinase, was bei den andern nicht der Fall war), bildete aus Hydrochinon viel Chinhydron, bläute schnell ohne H_2O_2 die Guajakemulsion und färbte eine Catechollösung zuerst gelb, später braunschwarz.

Eine Saligeninlösung blieb völlig unverändert.

Hier war die Reaktion mit Rosolsäure alkalisch und war deutlich Mangan anwesend, sodass die Übereinstimmung mit der Lakkase gross ist.

Zuletzt das Rohenzym aus *Populus monilifera* Ait. Dies schliesst sich in seinem Betragen in mancher Hinsicht mehr dem Russula-enzym als dem Salix-enzym an, denn obschon es Tyrosin nicht oxydiert, giebt es eine deutliche Reaktion mit Guajak (ohne Hinzufügung von H_2O_2) enthält Mangan und ist mit Rosolsäure deutlich alkalisch.

Was können wir nun hieraus schliessen? Zunächst, dass die Beobachtungen von Dony-Hénault und Euler-Bolin

---

1) Ueber die Rhus-Lakkase verfügte ich ebensowenig wie Dony-Hénault.

nicht für unsren Fall der Salixoxydasen zutreffen und ebensowenig für die Peroxydase aus dem Meerrettig, obschon damit durchaus nicht gesagt worden ist, dass sich die Wirkung der Oxydasen nie auf derartige Weise wird erklären lassen. Die kühnen Betrachtungen Dony-Hénault's der, in Anschluss an Euler und gewissermassen auch an van 't Hoff, sich den so rätselhaften Begriff der Enzyme durch die katalytische Wirkung freier Hydroxylionen oder Wasserstoffionen zu erklären sucht, haben etwas sehr Bestechendes.

Amersfoort, September 1909.

INHALTSUEBERSICHT.

	Seite.
Einleitung	1
Hydrochinon-Glykoside	2
Versuche mit *Salix purpurea* L.	21
Das Populin der *Salix purpurea* L.	37
Versuche mit *Populus* species	41
Zusammenfassung der Resultate	50
Nachtrag	55

Die Epacridaceae von Java

von

Dr. S. H. KOORDERS.

(Beitrag zur Kenntnis der Flora von Java XIII). [1])

Alle bisher in Java in wildwachsendem Zustande gesammelten Exemplare der bekanntlich vorzugsweise in Australien vertretenen Familie der *Epacridaceae* gehören zu einer einzigen Species nämlich zu: *Styphelia pungens* (Jungh.) Kds. Diese Art wurde unter verschiedenen Namen von Junghuhn, Zollinger & Moritzi und W. de Vriese beschrieben. Junghuhn beschrieb die Art als Typus seiner Gattung *Anacyclodon* Jungh. (1845), welche später von W. de Vriese mit der älteren Gattung *Leucopogon* R. Br. vereinigt wurde. Zollinger & Moritzi (1845) beschrieben die Pflanze als neue Art der Gattung *Pentachondra* R. Br. Indessen geht aus den in Leiden und Utrecht von mir untersuchten authentischen Exemplaren von *Anacyclodon pungens* Jungh., *Pentachondra javanica* Zoll. & Mor. und *Leucopogon javanica* (Z. & M.) W. de Vriese mit Sicherheit hervor, dass die Pflanze zweifellos zu der Untergattung *Leucopogon* (R. Br.) Drude in der Gattung *Styphelia* R. Br. gehört und dass die obengenannten Arten von Junghuhn, Zollinger & Moritzi und

---

1) Beitrag No. XII (vergleiche: Kon. Akademie v. Wetenschappen te Amsterdam. Verslag Gew. Vergad. 25 Sept. 1909. Seite 300).

W. de Vriese sämtlich nur zu einer einzigen Species gehören.

Alle javanischen Exemplare, welche ich in den verschiedenen Herbarien u. a. in Berlin, Kew und Utrecht, sowie in den von mir aus Buitenzorg zur Revision erhaltenen Pflanzen gesehen habe, gehörten ohne Ausnahme zu dieser Art.

Styphelia pungens (Jungh.) Koord. nomen nov. — Niederliegender oder aufsteigender, reich verzweigter, bis ¼ m. hoher Strauch. Junge Zweige ± aufrecht, dunkel purpurn gefärbt. Blätter derblederig, aufrecht, abwechselnd, beiderseits bläulichgrün, elliptisch-oblong, ± 1 cm. lang, am Rande scharfgesägt und oben mit langer derber Stachelspitze. Blüten einzeln, blattachselständig, geruchlos, weiss oder weisslich und rötlich angelaufen. Kelch und Bracteen weiss und rosarot. Corolla ± so lang wie der Kelch, schneeweiss mit rosarotem Saum; innen weiss-wollig. Antheren und Griffel dunkelbraun. Fruchtknoten 5fächerig. Frucht eine beerenartige Steinfrucht, orangegelb. — *Anacyclodon pungens* Jungh.! in Natuur- en Geneesk. Archief Nederl. Indie II. (1845) 49; *Pentachondra javanica* Zoll. & Mor.! ibidem II. (1845) 576; *Leucopogon javanica* (Z. & M.) W. de Vriese! in Miq. Plantae Jungh. I. (1853) 84; Koord. in Hochgebirgsflora von Tosari u. s. w. in Natuurk. Tijdschr. van N. Indie LX. (1900) p. 263. spec. n. 70; Miq. Fl. Ind. Bat. II. (1856) 1053; Boerlage Handleid. II. (1899) 274.

Nur in *Ost-Java:* von ± 2000—3300 m. ü. M., nur auf sonnigem, felsigem oder sandigem, sehr trocknem und unfruchtbarem Standort, dort aber stellenweise rasenbildend. Die Art fehlt in Mittel- und West-Java. Die obersten Exemplare wurden gefunden: Auf dem Kawi um 2000 m. (Jungh.). Auf dem 3300 m. hohen Gipfel des Ardjuno (Kds. n. 38267 *β*). Tenggergebirge, auf dem Kembang-Keduwung-Rücken. Widodaren-Tengger, Tjemaralawang, oberhalb Tosari und im Sandsee, um 2100—2500 m. ü. M.,

nur auf sehr trockenen sonnigen Plätzen, dort stellenweise z. B. im östlichen Teil des Sandsees um 2100 m. ü. M. ± ¼ m. hohe stechende Rasen bildend. (Kds. n. 37505 *β* bis 37508 *β*). Auf dem Keduwung-Rücken des Tengger, um 2500 m. ü. M. (Jungh.). Auf dem Waliran? 2500 m. ü. M. (Zollinger).

Habitus: Höchst characteristischer Ost-Javanischer Hochgebirgs-Strauch. Derselbe ist zwar in Java nur von einigen Stellen bekannt, jedoch dort, wo er sich findet zeichnet er sich meist durch geselligen Wuchs aus. Die *Styphelia*-Formation von Java erinnert einigermassen an die europäische *Calluna*-Heide, nur bleibt *Styphelia* niedriger. Die spitzen, stechenden Blätter (vergl. oben) sind leicht kenntlich. Die kleinen, wolligen, weisslichen Blüten und die sehr kleinen orange-gelben Früchte sitzen zwischen den sich ± dachziegelig deckenden Blättern versteckt.

Verbreitung: Bisher ist die Art ausserhalb Java noch nicht einwandfrei nachgewiesen worden. Auf den anderen Inseln des Malay. Archipels ist *Styphelia pungens* durch andere Arten: *S. malayana* (Jack.) Drude, *S. suaveolens* (Hook.) Kds. und *S. papuana* (Wright) Kds. vertreten.

Bemerkung. Über die mir bei einem Besuch des Kewherbars aufgefallenen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der javanischen *St. pungens* (Jghn.) Kds. mit einer bisher nur aus Australien bekannten, in Kew als *Leucopogon Fraseri* Herbar Bentham von mir gesehenen Art sei Folgendes kurz bemerkt. Letztgenannte Art fand ich im Kew Herbar durch folgende, sämtlich aus Australien stammende Exemplare vertreten:

Summit of Mount Wellington-Land etc. (Dr. F. Mueller! ohne n. mit Namen *Leucopogon Stuartii* Ferd. Mueller! msc. = *Leuc. Fraseri* A. Cunn., teste Bentham!); Lake Echo (J. D. H! in h. Kew). — Dieselben waren von Bentham, von Hooker und von F. von

Mueller eigenhändig von den folgenden Bestimmungen versehen:

Leucopogon Fraseri A. Cunn.; Bentham!; Hook.!; non *DC* (fide Benth.); = *L. Stuartii* F. Mueller msc. in h. Kew; = *Pentachondra mucronata* J. D. Hook.! msc. in herb. Kew.

Die Ähnlichkeit von *Leucopogon Stuartii* F. Muell. = *L. Fraseri* Bentham mit *L. javanicus* (Zoll. & Mor.) de Vriese = *Styphelia pungens* (Jungh.) Koord. ist so gross, dass gewöhnliche Lupenvergrösserung bei sterielen Exemplaren nur unvollständig ausreicht um die specifischen Unterschiede von der australischen *L. Stuartii* Muell. und der javanischen *L. javanicus* de Vriese zu zeigen. Durch gütige leihweise Zusendung [1]) von Fragmenten der authentischen australischen Specimina von *Leucopogon Stuartii* Muell. und *L. Fraseri* aus Kew, habe ich indessen jetzt in Leiden Gelegenheit gehabt, die Originalexemplare näher zu untersuchen und mit den authentischen javanischen *Leucopogon*-Specimina des Leidener Reichsherbars zu vergleichen. Aus dieser Untersuchung ging u. a. mit Sicherheit hervor, dass trotz der erwähnten täuschenden Aehnlichkeit von der einzigen javanischen *Leucopogon* (= *Styphelia*)-Art mit *Leucopogon Stuartii* Muell. aus Australien doch folgende Unterschiede zwischen der genannten javanischen und australischen Art festgestellt werden können:

a. *Leucopogon javanicus* (Zoll. & Mor.) de Vriese! in Miquel Plantae Jungh. I (1853) 84; = *Pentachondra javanica* Zoll. & Mor.! in Natuur- en Geneesk. Archief II. (1845) 546; = *Anacyclodon pungens* Jungh.! in Natuur- en Geneesk. Archief II. (1845) 49; *Styphelia pungens* Reinw.!

1) Es sei mir gestattet Herrn Colonel Dr. D. Prain Director der Royal Botanic Gardens in Kew für die erwähnte Herbar-Zusendung meinen herzlichsten Dank zu sagen.

msc. (± 1840—45) in Herb. Lugd. Bat. — Hochgebirge in Ost-Java, auf dem Kawi, Ardjuno und Tengger. (Fragmente von Originalspecimina aus dem Leidener Reichsherbar).

Kelchblätter eilanzettlich, ± 3 mm. lang, aufrecht. Corollaröhre breit-cylindrisch, ± 4 mm. lang, aussen kahl, innen im unteren Teil bis ± zur Mitte der Röhre kahl, in der oberen Röhrenhälfte ± dicht-wollig-behaart. Corollazipfel eilanzettlich, rückwärts gekrümmt oder abstehend, ± $2^1/_2$ mm lang, aussen kahl, innen sehr dicht-bleibend-wollig-behaart. Griffel ± 5 mm lang, unter der Mitte ± locker-wollig-behaart, oberhalb der Mitte ± kahl oder nur mit zerstreuten Haaren (durch anklebende Wollhaare der Innencorollawand nicht selten auch an der Spitze scheinbar-behaart, jedoch auf der Spitze sowie auf der Narbe nie behaart). Ovarium kahl. Blätter (besonders am oberen Teil) dornig-gewimpert, mit schmal-dreieckigen, sehr dickwandigen, geraden oder aufwärts hakig-gekrümmten Wimperhaaren. Diese dornigen Wimperhaare sind bis 4 μ lang und am Grunde bis 2 μ breit. Der unterhalb der Wimpern gelegene, äusserste Blattrand der Blattspitze ist ± callös und ± deutlich hyalin, in sicco viel heller gefärbt, als der übrige Teil des Blattes. Bei den beiden anderen oben erwähnten Arten ist der äusserste Teil des Blattrandes nicht deutlich-hyalin und sind die Wimperhaare anders (vergl. unten) gebaut. Stachelspitze des Blattes starr, ± 1—$1^1/_4$ mm lang, kahl, meist gerade und ± spitz.

b. *Leucopogon Fraseri* Bentham! Flora Austral. IV (1869) 218; = *L. Stuartii* F. Mueller ex Sond. in Linnaea XXVI. (1853—55) 249. Summit of Mount Wellington, Australia. Coll. F. Mueller. (Fragment von einem Originalspecimen aus dem Kew Herbar).

Kelchblätter eilanzettlich, ± 3 mm. lang, aufrecht. Corollaröhre breit-cylindrisch, ± 4 mm. lang, aussen kahl,

innen ± dicht-wollig-behaart, nur am Grunde bis ⅓ der Höhe ± kahl. Corollazipfel ± 2 mm. lang, eilanzettlich, ± rückwärts gekrümmt oder abstehend, aussen kahl, innen sehr dicht-bleibend-wollhaarig. Griffel ± 4 mm. lang, vom Grunde bis über die Mitte mit abstehenden dünnen Wollhaaren versehen. Ovarium kahl. Drüsenschuppen am Grunde des Ovariums ½ mm. hoch, oben spitz. Blätter am Rande, besonders oberhalb der Mitte, dicht-fein-gewimpert mit 30—50 μ langen, dünnen, fadenförmigen (nie dreieckigen), einzelligen, geraden Haaren. Stachelspitze des Blattes 1 mm. lang, starr, sehr spitz, kahl, gerade oder schwach-gekrümmt.

c. *Leucopogon Fraseri* A. Cunn! in Ann. Nat. Hist. II. (Sept. 1838) 47. New Zeeland. Coll. Colenso. (Fragment des Originalexemplares aus dem Kew Herbar).

Kelchblätter eilanzettlich, ± 8—9 mm. lang. Corollaröhre schmal-cylindrisch, ± 10 mm. lang, aussen kahl, innen locker-wollig-behaart. Corollazipfel 2 mm. lang, pfriemlich-dreieckig, aufrecht (in den von mir gesehenen Specimina nie rückwärts gekrümmt), aussen kahl, innen in der Jugend ± kurz-wollig-behaart, später nur wenig behaart. Griffel 10 mm. lang, vom Grunde bis fast zur Spitze mit abstehenden einfachen Haaren versehen. Blätter am Rande, besonders oberhalb der Mitte, dicht-fein-gewimpert, mit fadenförmigen ± 20—40 μ langen, dicken, aber nie dreieckigen Wimperhaaren. Stachelspitze des Blattes ± 1 mm. lang, starr, kahl, gerade oder schwach gebogen, sehr spitz.

Aus obiger, auf die vergleichende Untersuchung der authentischen Specimina begründeten Zusammenstellung geht u. a. Folgendes hervor:

1. *Leucopogon Fraseri* Cunn. und *L. Fraseri* Benth. aus Australien sind beide spezifisch verschieden, sowohl von einander, wie auch von der einzigen in Java wild-

wachsenden Art der Epacridaceae, nämlich von *Leucopogon javanicus* (Z. & M.) W. de Vriese.

2. Die letztgenannte javanische Art zeigt die grösste Verwandschaft mit *L. Fraseri* Benth. (non Cunn.), kann aber auch an sterilem Material durch den mikroskopischen Bau der Wimperhaare des Blattrandes leicht von der ebengenannten australischen Art unterschieden werden (vergl. oben). Die beiden Arten kann man bei blühenden Exemplaren auch schon mit gewöhnlicher Lupenvergrösserung leicht aus einander halten und zwar u. a. an den Unterschieden in der Behaarung der Blütenteile, sowie in der Länge der Corollazipfel (vergl. oben).

3. Die einzige javanische Species *Leucopogon javanicus* (Z. & M.) W. de Vriese muss als selbständige Art unmittelbar neben *Leucopogon Stuartii* F. von Mueller [= *L. Fraseri* Bentham, non Cunn. = *L. nesophilus* DC. = *L. Bellignianus* Raoul. = *Pentachondra mucronata* Hook. (teste Bentham!)] aufrecht erhalten werden. Weil der Artname *Anacyclodon pungens* von Junghuhn nach den Wiener Nomenclaturregeln die Priorität hat (vergl. oben) und weil nach den neueren Untersuchungen von Drude u. a. die frühere Gattung *Leucopogon* R. Br. (1810) jetzt nur als Untergattung von *Styphelia* Sm. (1793) betrachtet werden muss, wird unsere javanische Pflanze jetzt *Styphelia pungens* (Jungh.) Kds. genannt werden müssen mit der Synonymie, wie dieselbe oben auf Seite 64 angegeben wurde.

Die Pandanaceae von Java.

Versuch einer phytogeographischen und systematischen Revision der Pandanaceae von Java

von

Dr. S. H. KOORDERS.

(Beitrag [1]) zur Kentnis der Flora von Java No. XIV.)

Einleitung.

Die folgende phytogeographische und systematische Revision der *Pandanaceae* von *Java* stützt sich fast ausschliesslich auf dem von mir in den Jahren 1888—1903 auf zahlreichen Reisen in verschiedenen Teilen von Java gesammelten Herbar und auf den dabei gemachten, bisher noch unveröffentlich gebliebenen Notizen. Herr Graf U. Martelli in Florence, der für eine neue monographische Studie über die Südostasiatischen Pandanaceae vor kurzer Zeit alle *Pandanaceae* des Buitenzorger Herbars geliehen hatte, war so liebenswürdig mir aus diesen Sammlungen nicht nur die von mir gesammelten, sondern auch *alle* übrigen von ihm sorgfältig bestimmten *niederländisch-ostindischen* Arten dieser Familie zur Untersuchung leihweise zuzusenden. Ferner hatte er die Güte mir über einige kritische Arten (z. B. über *Pandanus dubius* Spreng.)

1) Beitrag No. XIII vergl. Seite 63 von dieser Zeitschrift.

wichtige Auskunft zu geben. Es ist mir eine höchst angenehme Pflicht ihm hier öffentlich meinen verbindlichsten Dank abzustatten und hervorzuheben, dass ich bei meiner Bearbeitung, von seinen Bestimmungen dankbar Gebrauch gemacht habe, und seine 2 neuen Arten (nämlich *Pandanus oviger* Martelli und *P. scabrifolius* Martelli) zur Publikation zu überlassen.

Bei meiner Bearbeitung war mir die vorzügliche Monographie der *Pandanaceae* von Warburg (in Engler Pflanzenreich l. c.) von grösstem Wert. Grossen Nutzen hatte ich auch von dem Vergleichsmaterial des Leidener und Utrechter Herbars, und auch den Herrn Directoren dieser Herbarien sage ich für die Benutzung der Sammlungen meinen verbindlichsten Dank.

Eine speziell die Arten von Java behandelnde Monographie der *Pandanaceae* fehlt bisher in der Literatur. In der unten zitierten allgemeinen Monographie von Warburg sind die javanischen Arten selbstverständlich nur sehr kurz behandelt und die speziell sich auch auf die niederländisch ostindischen Arten beziehenden monographischen Revisionen von Miquel und Sulpiz Kurz (vergl. unten), sowie auch die phytogeographische Beschreibung der *Pandanaceae* von Java von Junghuhn (in seinem Hauptwerk Java) sind veraltert.

Wichtigste Literatur: Warburg, Pandanaceae in Engler Pflanzenreich IV. 9. (1900) 1—97; mit 22 Textfiguren und 4 Tafeln. — Martelli in Bull. Soc. Ital. (1904) pp. 299. — Merrill in Journ. Asiat. Soc. Philipp. Gov. Lab. Bur. Bullet. XVII. pp. 7 und XXIX. pp. 5. — Ridley in Journ. As. Soc. Straits XLI. pp. 49. — Warburg in Schum. & Lauterbach Nachtr. Flora Deutsch. Südsee. pp. 52. — J. C. Schoute, Verdickungsweise des Stammes von *Pandanus* in Ann. Buitenzorg. 2e série. VI. (1907) 115—137.

mit 4 Tafeln. — Sulpiz Kurz, Revision of Indian Screw-pines in Journ. Bot. V. (1867) 93—106; S. Kurz in Journ. As. Soc. Bengal XXXVIII. (1869) II. 3. p. 145—151; S. Kurz in Flora LII. (1869) 449—455. — H. Graf zu Solms Laubach in Engler u. Prantl Pflzfm. II. (1887) 186. — Miquel Fl. Ind. Bat. III. (1855) 152—172. — Junghuhn, Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Deutsche Übersetzung I. (1852) p. 190.

Pflanzengeographischer Überblick.

§ 1. Floristisch-phytogeographische Verhältnisse.

Die *Pandanaceae* von Java gehören zu 2 Gattungen *Pandanus* mit 13 und *Freycinetia* mit 8 Arten.

Die Gattung *Freycinetia* ist nur durch wildwachsende Arten vertreten; indessen werden einige Species bisweilen (aber selten) als Zierpflanzen in Gärten kultiviert. Von den 8 für Java bekannten Arten sind die 3 folgenden Arten, *F. scandens* Gaud., *Schefferi* Solms und *angustifolia* Blume in der letzten Zeit nicht mehr auf Java zurückgefunden worden. Mit Sicherheit bleiben nur die 5 folgenden übrig: *F. Gaudichaudii* Benn., *insignis* Bl., *valida* Ridley, *imbricata* Bl. und *javanica* Bl.

Von den erwähnten 13 *Pandanus*-Arten sind 2 Arten, *P. latifolius* Hassk. und *variegatus* Miq. ferner 2 Kulturformen *P. tectorius* var. *Samak* Warb. und *P. tectorius* var. *laevis* Warb. in Java nicht in wildwachsendem Zustande bekannt, während die polymorphe Art *P. tectorius* Sol., in zahlreichen Formen wildwachsend in Java gefunden wird. Von den Kulturarten scheint *P. variegatus* Miq. in Java nur selten angebaut zu werden, dagegen werden die anderen erwähnten Kultur-Pandanen z. B. *P. latifolius* Hassk. und *P. tectorius* var. *Samak* & var. *laevis* dort häufig in Zäunen, usw. angepflanzt.

Von den angeblich wildwachsenden javanischen Species der Gattung *Pandanus* sind die folgenden dort sicher wild: *P. tectorius* Sol. (u. a. der Typus wild, nicht aber var. *laevis* & *Samak* Warb.), *P. dubius* Spreng. (= *P. Bidoer* Jungh.), *P. stenophyllus* Kurz, *bantamensis* Koord., *P. pseudolais* Warb., *P. oviger* & *scabrifolia* Martelli, *P. caricosus* Kurz en *P. atrocarpus* Griff. Dagegen zweifelhaft erscheint mir das angeblich auf Java wildwachsende Vorkommen von *P. polycephalus* Lmk. und *P. lais* Kurz.

Von den erwähnten sicher wildwachsenden Arten sind einige Species so nahe mit einander verwandt, dass ihre jetztige specifische Abtrennung vielleicht später eingezogen werden muss, z. B. *P. bantamensis*, *pseudolais* und *scabrifolia*, weil es vielleicht nur Varietäten von der sehr polymorphen Art *P. pseudolais* sind.

Zu den Endemismen von Java müssen vorläufig nur folgende *Pandanaceae* gerechnet werden: *Freycinetia Schefferi* Solms. und *imbricata* Bl., *Pandanus stenophyllus* Kurz, *bantamensis* Koord., *oviger* & *scabrifolia* Martelli, *pseudolais* Warb., *caricosus* Kurz; folglich von 8 Arten von *Freycinetia* 25 % und von 11 Arten von *Pandanus* fast rund 50 % endemisch.

Ausserhalb Java sind folgende *Pandanaceae* bisher nur in weit entfernten Ländern nachgewiesen worden, während diese Arten in den dazwischen gelegenen Arealen noch nicht gefunden worden sind: *Freycinetia valida* Ridley (nur? in Malakka) und *insignis* Bl. (nur? in den Andamanen).

Von den auch ausserhalb Java wild vorkommenden Arten ist *Pandanus tectorius* Sol. am weitesten verbreitet, nämlich einerseits bis auf die Seychellen, andererseits bis Tahiti. Die meisten javanischen Arten sind aber nicht ausserhalb des Monsungebietes und des Vorderindischen Florengebietes verbreitet.

Als Verbreitungsmittel der *Pandanaceae* kommen

sowohl für die Gattung *Pandanus*, neben den Früchten, auch die Ausläufer bildenden Wurzelstöcke, wenigstens für Verbreitung über kleine Entfernungen in Betracht. Keine einzige Art der Gattung *Freycinetia* besitzt, soweit bekannt, Verbreitungsmittel um das Meer zu überschreiten. Dasselbe scheint auch mit mehreren Arten der Gattung *Pandanus* der Fall zu sein. Dagegen sind für einige strandbewohnende *Pandanus*-Arten z. B. *P. tectorius* gut-schwimmfähige Drupen nachgewiesen worden. Über den Modus der Verbreitung derjenigen *Pandanus*arten, welche nichtschwimmfähige Drupen besitzen, liegen noch keine Beobachtungen vor. Nur sei bemerkt, dass ich bei *Pandanus dubius* Spreng. (= *Bidoer* Jungh.) auf dem ursprünglichen Fundort an der Küste von Südwest-Banten unter den Bäumen, auch in einiger Entfernung derselben, Drupen gefunden habe welche augenscheinlich von Tieren angefressen und ausgehölt worden waren. Bekanntlich ist für *Pandanus dubius* Spreng. (= *P. edulis* de Vriese) bekannt, dass die Samen essbar sind. Bei dieser Art und auch bei einigen andern auffallend-schön gefärbten *Syncarpia*, wie z. B. bei dem vorzugsweise in den javanischen Gebirgswäldern vorkommenden *Pandanus pseudolais* Warb. dürfte vielleicht an exozoischer Verbreitung durch pflanzenfressende Tiere gedacht werden.

Bei der Gattung *Freycinetia* findet man schön gefärbte saftige Beerenfrüchte, welche oft so dicht stehen, dass es oft aussieht, als seien sie mit einander verschmolzen. Die Testa der *Freycinetia*-Samen ist aber dünn und die für einige javanische Arten (z. B. für *F. insignis* Bl.) festgestellte weite überseeische Verbreitung dürfte deshalb vielleicht nur durch historische (palaeogeographische) Ursachen, nicht durch jetztige Ursachen erklärt werden müssen.

Proportionen. Obwohl von den ± 4000 *Phaneroga-*

*men*arten von Java nur im Ganzen rund 20 Arten zu den *Pandanaceae* gehören, also nur etwa ½ % der Gesamtartenzahl der Phanerogamenflora von Java zu dieser Familie gehört, müssen die *Pandanaceae* in floristisch-geographischer Hinsicht zu den wichtigsten Familien von Java gerechnet werden, weil dort einige Arten (siehe unten) in sehr grosser Anzahl von Individuen, sogar auch formationsbildend auftreten und weil ferner alle Arten dieser Familie zu den physiognomisch, sehr auffallenden Gewächsen gehören.

§ 2. Physiologisch-phytogeographische Verhältnisse.

a. Vertikale Verbreitung und Wärmebedingungen: — In der heissen, untersten oder in der 2ten Junghuhnschen Region, also zwischen 0—650 und 650—1500 m. ü. M. wachsen alle Arten dieser Familie, und zwar die meisten vorzugsweise in der heissen, untersten Region. Nur wenige Species steigen in das Gebirge bis etwa 1600 oder 1700 m. herauf. Dieses ist z. B. in West-Java (u. a. oberhalb der botanischen Bergstation Tjibodas auf dem Gede und Pangerango) der Fall mit *Freycinetia insignis* Bl. und *javanica* Bl. und mit *Pandanus pseudolais* Warb. Jedoch scheint in Java keine einzige Art bis über 1800 m. ü. M. zu steigen und in der obersten oder 4ten Region, oberhalb 2500 m. ü. M. fehlt die Familie der *Pandanaceae* vollständig. Dieses Fehlen scheint mir vermutlich durch die für die Gattungen *Pandanus* und *Freycinetia* im Allgemeinen bekannten hohen Wärmeansprüche erklärt werden zu dürfen.

b. Licht. — Die Arten von *Freycinetia* wachsen sämtlich vorzugsweise im schattigen immergrünen Mischwald, jedoch finden sie sich bisweilen auch in ziemlich lichten Wäldern. Es sind aber alle vorzugsweise Waldpflanzen.

welche in den offenen Formationen, z. B. in den Hochgraswildnissen ganz oder fast ganz fehlen. Dagegen scheinen einige Arten der Gattung *Pandanus*, wie z. B. der weitverbreitete *P. tectorius* Sol. und auch der seltene *P. Bidoer* Jungh. (= *P. dubius* Spr.) nur deshalb im tiefschattigen, immergrünen Mischwald gänzlich zu fehlen, weil diese Arten keinen tiefen Schatten ertragen können. Einige *Pandanus*arten, wie *P. pseudolais* Warb. können dauernd viel Schatten ertragen; er kommt sogar im schattigen Regenwald häufiger vor als in lichten Wäldern, fehlt aber sogar nicht in jungem, sehr lichtem Buschwald.

c. Wind. — Alle Arten von *Freycinetia* finden sich fast nur an gegen starken Wind geschützten Stellen, dagegen zeigen einige *Pandanus*arten, z. B. die strandbewohnenden *P. tectorius* Sol. und *Bidoer* Jungh. welche an der Südküste den kräftigsten Seewinden ausgesetzt sind, in dieser Beziehung eine grosse Widerstandsfähigkeit. Auch bei einigen der im Innern des Landes wachsenden Arten lässt sich im Allgemeinen in dieser Beziehung Widerstandsfähigkeit feststellen, weil sie auch auf exponierten Bergkämmen noch gut fortkommen.

d. Luftfeuchtigkeit. — Die Arten der Gattung *Freycinetia* wachsen mehr in den immerfeuchten als in periodisch lang trocknen Gegenden. Auch mit den meisten Arten von *Pandanus* ist dieses der Fall, jedoch bilden einige z. B. die strandbewohnenden Species *P. tectorius* Sol. und *Bidoer* Jungh. in dieser Beziehung eine Ausnahme.

In den immerfeuchten Gebirgswäldern von West-Java wachsen *Pandanus pseudolais* Warb. und ferner unter anderen auch *Freycinetia insignis, javanica* und *imbricata* Bl.

e. Wassergehalt des Bodens und die übrigen edaphischen Standortsbedingungen. — Die

javanischen Arten von *Freycinetia* gehören wohl teilweise zu den Hygrophyten, teilweise zu den Mesophyten, während keine einzige Art ausgesprochen xerophytisch ist. Alle *Freycinetia*arten fehlen auf Java ferner auf salzhaltigem und auf sehr sumpfigem Boden: vorzugsweise wachsen sie auf fruchtbarem, humosem, vulkanischem Boden.

Ganz anders dagegen ist das Verhalten einiger *Pandanus*arten. So tritt z. B. *P. bantamensis* Kds. in den metertiefen Süsswassersümpfen des Danu-Sees in Banten bestandbildend auf. Es fehlen aber in diesem Sumpf alle anderen *Pandanus*arten. Nur zwei Arten, *P. tectorius* Sol. und *Bidoer* Jungh. wachsen in grosser Anzahl ausschliesslich auf salzreichem Sandstrand und die erstgenannte Art bildet in Java sehr oft kleine Bestände, welche sich verschiedene Kilometer weit bei nur sehr geringer Breite an der Küste entlang ziehen.

Dort, wo sich sofort hinter den Stranddünen ein fruchtbarer Boden mit dichtem Regenwald befindet, wird sogar die anspruchsloseste von diesen beiden Arten, nämlich *P. tectorius* Sol., meistens nicht weit landeinwärts gefunden. Nur dort, wo wie z. B. an der Südküste von Bagalen(-Kedu) sich eine breite Dünenreihe befindet, sieht man auch tief landeinwärts eine grössere Anzahl von Individuen dieses characteristischen Sandstrandbaumes. Indessen sieht man auch auf mehr oder weniger nackten Kalkfelsen, welche sich in der Nähe der Küste erheben, oft auch zahlreiche Individuen von *P. tectorius* Sol. bis etwa 150 m. ü. M. aufsteigen. Auf derartigem salzhaltigem Boden sind aber die anderen *Pandanus*arten auf Java von mir noch nicht beobachtet worden. Einen fruchtbaren, humosen, immerfeuchten Boden bevorzugt *Pandanus pseudolais* Warb. Auf einem derartigen Boden wächst er oft in ziemlich grosser Anzahl ohne jedoch in Java formationsbildend aufzutreten. Auf Kalkboden wachsen sowohl einige auch auf anderen

Böden vorkommende Arten von *Pandanus* (*P. stenophyllus* Kurz) wie auch von *Freycinetia* (*F. imbricata* Bl.). Im Allgemeinen sind die *Pandanus*arten meist Xerophyten, teilweise Mesophyten und Halophyten.

f. Organogene Standortsbedingungen. — Die *Freycinetia*arten können sich nur dort gut entwickeln, wo sich schon ein Mischhochwald gebildet hat, und zwar nicht nur weil dort die komplizierten edaphischen und klimatischen Bedingungen für diese Arten am Günstigsten zu sein scheinen, sondern auch aus dem einfachen Grunde, dass sie sämtlich zu den Wurzelkletterern gehören, welche dort, wo sich keine Felswände befinden, an Stützbäume emporsteigen. Von speziellen für die wildwachsenden *Pandanus*arten in Java erforderlichen organogenen Standortsbedingungen ist nichts bekannt. Indessen ist für 2 Varietäten (var. *Samak* & *laevis*) von dem auf Java wildwachsenden *Pandanus tectorius* Sol. sowie für den in Java eingeführten *Pandanus latifolius* Hassk. das Fortbestehen ausschliesslich durch die Kultur bedingt, weil diese „Kulturarten" in Java, so weit bekannt, keine Früchte hervorbringen und sich nicht im Kampfe mit der einheimischen Flora halten können.

§ 3. Wuchsformen und physiognomisches Verhalten.

Die Arten dieser Familie gehören sämtlich zu den Holzgewächsen. Die *Freycinetia*arten von Java sind schmalblättrige Lianen, welche z. T. sehr hoch klettern, z. B. *F. valida* Ridley bis 40 m hoch. Alle *Pandanus*arten sind Bäume oder Sträucher mit aufrechtem oder kriechendem Stamm. Die grösste und schönste Art ist *P. Bidoer* Jungh. [1])

1) Seite 190—192 von Bd. I (der deutschen Uebersetzung) von seinem Java. Vergleiche dort die lebhafte Schilderung der Physiognomie der Javanischen *Pandanaceae*. Es muss aber bemerkt werden,

Mehr als alle andere Arten zieht dieser Baum die Blicke des Reisenden an, da wo er sich, einsam hier und da, auf dem Sandstrand der Südküste von der westlichen Halbinsel Udjung kulon, als „der König aller Pandaneën erhebt und seine 2 m. langen, lederartigen, etwa 15 cm. breiten", linealischen, wellig-gebogenen Blätter, fast so gross wie *Musa*-blätter, hier auf einem Stamme zur Schau stellt, welcher den *Cocos*palmen an Grösse nicht weicht und eine Höhe von 20 m. bisweilen übertrifft. Der gerade, cylindrische Stamm steht auf 1½—2 m. hohen dicken Stützwurzeln; meistens ist er nur oben spärlich-gabelig verzweigt. Die länglich-kugeligen Sammelfrüchte (Syncarpia) sind bis 40 cm. breit. Auch bei einigen anderen javanischen baumartigen Arten z. B. bei *Pandanus stenophyllus* Kurz, *pseudolais* Warb. und *tectorius* Sol. steht der Stamm auf Stützwurzeln, nur sind sie dort nur ½—1½ m. hoch. Eine Art: *Pandanus caricosus* Kurz ist ein bis 2 m. hoher Strauch mit bisweilen kriechendem oder aufsteigendem Stamm, der an der Unterseite zahlreiche geotropische Luftwurzeln trägt. Derartige, oft nicht bis an den Boden reichende, herunterhängende Luftwurzeln findet man sehr oft auch in grosser Anzahl an den Zweigen von *P. tectorius* Sol. Indessen scheint gerade bei einer oft mitten in metertiefem Wasser lebenden Art, nämlich bei *P. bantamensis* Kds. nicht nur der Stamm keine Stützwurzeln zu haben, sondern auch an den Zweigen wurden dort noch keine herunterhängenden Luftwurzeln beobachtet.

Ohne Ausnahme gehören alle *Pandanus*arten zu den Characterpflanzen, welche auch in sterilem Zustande und

---

dass die meisten von Junghuhn l. c. gebrauchten Speciesnamen durch die spätere monographische Bearbeitung dieser Familie veraltet sind und ferner, dass einige Speciesnamen nicht genau sind, weil das von Junghuhn gesammelte Pandanaceen-Herbar damals noch nicht endgültig bestimmt worden war.

auch dort, wo sie nur einzeln im Inneren des Waldes vorkommen, sofort auffallen durch die büschelig an der Spitze des Stammes und der wenigen, krummen, nackten Zweige stehenden 1–2½ m., bisweilen bis 4 m. langen linealischen, schraubig gestellten, sehr häufig stachlig-gezähnten Blätter. In fructifizierendem Zustande ziehen besonders die folgenden häufigen Arten die Aufmerksamkeit des Reisenden: *P. tectorius* Sol. mit zahlreichen, kugeligen, bis kopfgrossen Syncarpien und *P. pseudolais* Warb. mit länglichen Syncarpien. Die schöne rote Farbe dieser stachligen Sammelfrüchte kontrastiert sehr lebhaft mit dem Grün der meterlangen Blattbüschel.

Obwohl auch *Pandanus caricosus* Kurz und *stenophyllus* Kurz, sowie *P. atrocarpus* Griff. stellenweise als characterischer, physiognomisch auffallender Unterwuchs im Mischwalde durch massenhaftes Auftreten eine Rolle spielt, bilden nur *P. tectorius* Sol. (am Strand) und *P. bantamensis* Kds. (in Süsswassersümpfen) kleine Wäldchen.

§ 4. Palaeo-phytogeographische Verhältnisse.

Obwohl die in der Jetztzeit herrschenden edaphischen, klimatologischen und organogenen Standortsbedingungen vielleicht ausreichen zur Erklärung der jetzigen horizontalen und vertikalen Verbreitung der *Pandanaceae* auf der Insel Java, genügt jedoch die Annahme der Beeinflussung dieser Factoren nicht, wenn es sich handelt um Arten, mit so auffallend disjunkter weitüberseeischer Verbreitung wie *Freycinetia insignis* Bl. Diese gut characterisierte und auch in getrocknetem Zustande im Herbar leicht kenntliche Art ist bisher ausserhalb Java nur in den Andamanen wildwachsend gefunden worden. Mit Rücksicht auf das früher schon von Warburg für die Gattung *Freycinetia* hervorgehobene Fehlen von Verbrei-

tungsmitteln um das Meer zu überschreiten, muss angenommen werden, dass diese Verbreitung aus einer geologisch-alten Zeit datiert, in welcher die Verbreitung durch Landverbindungen möglich war. Wenn diese Vermutung richtig ist, gehört die Familie der *Pandanaceae* und speziell die Gattung *Freycinetia* zu den geologisch ältesten von der Insel Java. Ferner weist die für Java relativ hohe Zahl der Endemismen bei der Gattung *Pandanus* darauf hin, dass dieselbe vielleicht auch zu den ältesten Gattungen von Java gerechnet werden muss.

Systematische Übersicht der Gattungen und Arten von Java.

Gattungen von Java.

a. Kletternde Sträucher, stets mit Luftwurzeln. Fruchtknoten 1fächerig. Frucht eine Beere.

1. *Freycinetia.*

b. Bäume oder aufrechte Sträucher, bisweilen ± kriechend, nicht kletternd. Luftwurzeln vorhanden oder fehlend. Fruchtknoten 1-mehrfächerig. Frucht eine Drupa.

2. *Pandanus.*

1. Freycinetia Gaud.

Arten von Java.

1. Blätter nicht über 1 cm. breit (meistens nur bis 0.8 cm. breit). . . . . 7. *F. angustifolia.*
   Blätter bis 4 cm. (stets über 2½ cm.) breit. 3. *F. insignis.*
   Blätter 1—2½ cm. breit. . . . . 2.
2. Blätter am Grunde und oberhalb der Basis ganzrandig, nur oben an der Spitze gesägt oder gezähnelt . 4.
   Blätter oberhalb der Basis nicht ganzrandig . . . 3.

3. Kolben bisweilen zu 3 stehend. Narben stets 2. Syncarpia 8 × 1½ cm. Bis 40 cm. hoch kletternd . . 4. *F. valida.*
Kolben einzeln stehend. Narben 2—5. 5. *F. Schefferi.*
Kolben büschelig zusammenstehend . 6. *F. imbricata.*
4. Narben 3—4 . . . . . 8. *F. javanica.*
Narben 2—3, selten nur 1 . . . . . 5.
5. Blätter vom Grunde bis oben fein-gesägt 2. *F. scandens.*
Blätter oben und am Grunde oberhalb der Basis gezähnelt oder gesägt, übrigens ganzrandig. 1. *F. Gaudichaudii.*

1. **Freycinetia Gaudichaudii** Benn. & Horsf. Plant. Jav. rar. I. (1838) 31. tab. 9. — Kletternd bis 20 m. (selten bis 30 m.) hoch. Stengel ½—⅔ cm., bisweilen bis 2 cm. dick. Blätter lanzettlich, 12—15 × 1½ cm., nur oben an der Spitze gezähnelt-gesägt, übrigens nach Warburg ganzrandig oder (herb. Kds. n. 23629 β), auch oberhalb der Basis gezähnelt. Narben 1—3 (meistens nur 2). Syncarpium 3 × 2 cm. Frucht beerenartig, weiss (nach Warburg) oder rot (Kds. n. 29034 β). Die Art klettert mit 10 cm. langen, wenig verzweigten Wurzeln, die aus den Internodien hervorsprossen. — Warburg l. c. 32. Fig. 10 *A*; Miq. Fl. Ind. Bat. III. 170.

West- bis *Ost-Java* von 0—1300 m. ü. M. auf fruchtbarem, vulkanischem, immerfeuchtem Boden in immergrünem, schattigem Mischhochwald, selten auf periodisch trocknem Boden im Djatiwald. In Res. Preanger bei Takoka im Altingia-Urwald um 1000—1200 m. ü. M. häufig (Kds. n. 32917 β; 15080 β und 15258 β). In Res. Banjumas auf dem Midangan-Gebirge bei Pringombo um 800 m. ü. M. (Kds. n. 33829 β). In Res. Semarang in der Abt. Grobogan in der Oberförsterei Karangasem um 250 m. ü. M. (noch nicht in den unteren Djatiwäldern beobachtet; Kds. n.

28368 β). In Süd-Pasuruan bei Tangkil am Südhang des Smeru um 450 m. ü. M. sehr häufig (Kds. n. 23629 β). In Res. Resuki in der Abt. Banjuwangi im District Rogodjampi um 150 m. ü. M. bei Genteng (Kds. n. 21710 β und 22034 β).

Verbreitung: Die Art wird von Warburg l. c. nur für Java erwähnt. Bali: leg. Teijsmann in herb. Buitenzorg Malay. Archipel.

2. **Freycinetia scandens** Gaudich. in Freyc. Voy. de l'Uranie et Physicienne, Bot. (1826) 432. A. H. tab. 42 (nec Hook. & Arn.). Kletternd. Stengel 3 mm. im Durchm. Blätter lanzettlich 12—20 × 1½ — 2 cm., vom Grunde bis oben spärlich-gesägt. Narben 2—3. Syncarpium eiförmig, ± 3 × 2 cm. — Warburg l. c. 32; Miq. l. c. 169.

Java? — Nach Warburg l. c. vermutlich auf Java, ohne nähere Standortangabe (Zollinger n. 647). Die Art scheint mir nicht deutlich spezifisch verschieden von *Freycinetia Gaudichaudii*. Wenn beide Arten sich aber identisch erweisen hat der ältere Name *F. scandens* die Priorität.

Verbreitung: Malay. Archipel (Timor).

3. **Freycinetia insignis** Blume Rumphia I. (1835) 158, tab. 42. — Bis 25 m. hoch kletternder Strauch. (Kds. n. 23699 β; mit Habitusbild). Stamm bis 2 cm. im Durchm. Blätter bis 1 m. lang und 2½ — 4 cm. breit. Syncarpia 10 × 2 cm. Warburg l. c. 33; Miq. Fl. Ind. Batav. III. 170; *Pandanus tristachys* Blume! in herb. Lugd. Bat.

West- bis *Mittel-Java* von 0—1700 m. ü. M., häufig in immergrünem, schattigem Mischhochwald auf immerfeuchtem, fruchtbarem, vulkanischem Boden.

4. **Freycinetia valida** Ridley in King & Gamble, Materials Flora Malayan Peninsula II. 234. — Bis 40 m. hoch kletternder, zierlicher, die Stämme der Waldbäume vollständig einhüllender Strauch (Kds. n. 23591 β und 23699 β). Blätter bis 1 m. lang und bis 3 cm. breit, vom Grunde bis oben

scharf-gezähnt-gesägt. Fruchtkolben bisweilen zu 3 stehend, 8 × 1½ cm.

West- bis *Ost-Java* von 0—600 m. ü. M. in immergrünem Mischhochwald. In Res. Batavia bei Depok und Tjampea um 100 und 200 m. ü. M. (Kds. n. 31208 *β*, 30680 *β* und 30681 *β*). In Res. Pasuruan auf dem Südhang des G. Smeru bei Tangkil sehr häufig, um 450 m. ü. M. (Kds. n. 23699 *β*).

Habitus: Die Art gleicht habituell *F. insignis*, aber klettert viel höher und steigt nicht so hoch in das Gebirge wie jene Art.

Verbreitung: Malakka?; Sumatra (Beccari!).

5. **Freycinetia Schefferi** Solms-Laub.! in Linnaea XLII. (1878) 98. — Kletternd. Stengel ½ cm. im Durchm. Blätter lanzettlich 20—30 × 1½—2 cm. oberhalb der Basis und oben an der Spitze am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv fein-gesägt. Kolben einzeln, obovat, 1½ cm. lang. Narben 2—5. — Warburg l. c. 37.

Ganz Java. In Res. Banten auf dem G. Karang um 1000 m. ü. M. (Kds. n. 40133 *β*). Res. Preanger G. Gede bei Tjibodas, sehr häufig (Kds. n. 40167 *β*; 40150 *β*; u. s. w.). Res. Semarang auf dem G. Telemojo um 1650 m. ü. M. häufig (Kds. n. 27887 *β* und 35996 *β*). Die Art wird von Miquel l. c. auch für das Idjengebirge in Res. Besuki erwähnt.

Verbreitung: Nach Kurz (vergl. Warburg l. c.) auch auf den Andamanen. — Auch häufig in Kultur in den botanischen Gärten.

6. **Freycinetia imbricata** Blume Rumphia I. (1835) 157, tab. 40. — Kletternd. Stamm ± 1 cm. im Durchm. Blätter 20—24 × 1 cm., am Grunde dachziegelig und stengelumfassend, oberhalb der Basis und oben an der Spitze am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv fein-gestachelt. Narben 3—5. Syncarpia 9—10 × 6—7 cm., ellipsoidisch. — Warburg l. c. 37. Fig. 10 *H—J;* Miq. Fl. Ind. Bat. III. 168.

West-Java in der Abteilung Buitenzorg auf dem G. Salak bei Bobodjong um 800 m. ü. M. und am Westfuss des G. Salak bei Tjampea in immergrünem, feuchtem Mischwald Klima (Kds. n. 24135 *β* und 30894 *β*).

Verbreitung: ausserhalb Java nicht bekannt.

7. **Freycinetia angustifolia** Blume, Rumphia I. (1835) 159, tab. 43. — Nach Blume hoch kletternd. Stengel ½ cm. im Durchm. Blätter schmal-linealisch, 20—30 × 0.8 cm., nur oben an der Spitze spärlich-fein-gesägt. Beeren weiss. — Warburg l. c. 39. Fig. 10 *L;* Miq. Fl. Ind. Bat. III. 171; *F Brunoniana,* Wall. Catal. (1828) n. 3660 nomen; *F. Debregeasiana,* Gaudich. Bot. Voy. Bonite (1843) tab. 37. fig. 1—11.

West-Java: in den feuchten Wäldern des G. Salak, Pangerango, Probakti und Seribu (Kuhl & Van Hass.). Die Art dürfte von mir wohl in Java übersehen sein, denn im Leidener Reichsherbar sah ich javanische Exemplare u. a. vom Pangerango.

Verbreitung: Malay. Archipel (Sumatra, Borneo, Celebes 1100—1400 m. ü. M.); Malakka; Hinterindien.

8. **Freycinetia javanica** Blume, Rumphia I. (1835) 157. tab. 41. — Kletternd, bis 20 m. hoch; die Bäume ganz einhüllend. Stengel ± 3 cm. breit. Blätter lanzettlich, ± stengelumfassend, 16—30 × 1½— 2cm., völlig ganzrandig oder oben an der Spitze sehr-fein-gezähnelt. Narben 3—4. — Warburg l. c. 39. Fig. 11 [Habitus-Photographie]; Miq. Flora l. c. 169; F. Bennetti Miq.! Pl. Jungh. I. (1851) 167; Miq. Flora l. c. 168.

West- und *Mittel-Java* von 500—1600 m. ü. M. in immergrünem, schattigem Mischhochwald auf fruchtbarem, vulkanischem, immerfeuchtem Boden. — Oberhalb Buitenzorg auf dem G. Salak um 800 m. ü. M. (Kds n. 24485 *β* und 24134 *β*). — Res. Preanger Abt. Limbangan bei Pangentjongan um 1300 m. ü. M. (Kds n. 25831 *β*, u. s. w.)

Res. Preanger bei Tjigenteng, District Tjisondari um 1400—1600 m. ü. M. (Kds n. 26373 *β*), auf dem Gede bei Tjibodas um 1450 m. ü. M. (Kds n. 31556 *β*, u. s. w.) und bei Takoka im District Djampang-wetan um 1000 m. ü. M. (Kds n. 14985 *β*). — Res. Kedu im District Ngasinan etwa 1000 m. ü. M. (Kds n. 27886 *β*). — Res. Samarang auf dem Nordhang des G. Telemojo um 1300 m. ü. M., häufig. (Kds n. 35995 *β*). — Noch nicht aus Ost-Java bekannt.

Verbreitung: Malay-Archipel (Bangka, leg. Teijsmann!) Bisher war die Art nur von Java bekannt.

2. **Pandanus Linn.**

Arten von Java.

1. Steinfrucht mehrfächerig . . . . . 2.
   Steinfrucht 1fächerig, sehr selten 2—3fächerig . . 3.

2. Steinfruchtfächer kreisförmig oder unregelmässig angeordnet. Staubblätter auf einer Säule oder gebüschelt oder traubig gestellt. (1. *Section. Keura*). 1. *P. tectorius.*

---

1) Das javanische sterile Exemplar von *F. graminea* Blume! halte ich mit Zweifel für ein junges Exemplar von *F. angustifolia* Bl.; es unterscheidet sich von fructifizierenden Exemplaren von *F. angustifolia* dadurch, dass bei letzterer der Blattfuss nicht oder nur wenig und bei ersterer deutlich stengelumfassend ist. Im Leidener Herbar fand ich aus Java nur ein einziges Specimen (von Blume! n. 2035/6) Jetzt ist dasselbe dort registriert als H. L. B. n. 671 (908/164) und zwar aus Java, ohne näheren Standort. Schon Warburg l. c. 39 zweifelt mit Recht, dass das erwähnte javanische Specimen zu *F. graminea* Bl. gehören soll. Dagegen teilt Herr Graf Martelli mir brieflich freundlichst mit, dass er nicht der Ansicht ist, dass *Freycinetia graminea* Bl. nur eine Jugendform von *F. angustifolia* Bl. sei.

Fruchtfächer 1—2reihig angeordnet. Staubblätter ohne Säule auf den dicken, schildförmigen Zweigen der Rhachis dicht gedrängt (2. *Section. Hombronia*).
2. *P. dubius.*

3. Narbe breit, flach, sitzend. (3. *Section. Bryanthia*).
3. *P. polycephalus.*

Narbe verlängert, nicht breit-flach-sitzend . . . . 4.

4. Narbe zahnförmig oder gabelig, aufwärts gerichtet. Staubblätter auf der Spitze einer Säule gebüschelt. (4. *Section. Rijkia*). . . . . 5.

Narbe linealisch, abwärts gerichtet. Staubblätter ohne Säule der Ährenachse aufsitzend.
(5. *Section. Acrostigma*) 7.

5. Griffel gabelig . . . . . 6.

Griffel nicht gabelig. Steinfrüchte 1 cm. breit. Syncarpia ellipsoidisch, 6—8 cm. lang, einzeln stehend.
4. *P. stenophyllus.*

6. Syncarpia einzeln stehend. . . . . 7.

Syncarpia ährig angeordnet . . . . . 5. *P. lais.*

7. Syncarpia 20—30 cm. lang . . . . . 8.

Syncarpia nicht über 15 cm. lang. . . . . 9.

8. Stamm ohne Stützwurzeln. In Sümpfen der Ebene bestandbildender Baum. Syncarpia 25 × 8 cm. Unvollständig bekannte Art . . . 6. *P. bantamensis.*

Stamm stets mit hohen Stützwurzeln. Nicht in Sümpfen wachsender, aber vorzugsweise im Gebirge um 1500 m. ü. M. häufig vorkommender Baum. Syncarpia 20—30 × 10—20 cm. . . . . 7. *P. pseudolais.*

9. Syncarpia 10 × 6½ cm. Steinfrüchte oben abgerundet.
8. *P. oviger.*

Syncarpia 8½ × 7½ cm. Steinfrüchte oben abgeflacht. 9. *P. scabrifolius.*

Syncarpia 7 × 5 cm., einzeln stehend, mehr oder weniger kugelig . . . . . 10. *P. caricosus.*

Syncarpia 10 × 7 cm., ährig angeordnet, breit-ellipsoidisch. 11. *P. atrocarpus.*

Kultivierte Arten, welche nur in sterielem Zustande bekannt sind und nicht in obige Tabelle eingeordnet werden können.

Blätter panachiert. . . . . 12. *P. variegatus.*

Blätter nicht panachiert . . . . 13. *P. latifolius.*

1. **Pandanus tectorius** Sol. Prim. fl. ins. pacif. ined. 350; Parkinson Draw. Tab. Pl. 113 (ined.). — Baum bis 10 m., oft nur 3—6 m. hoch. Stamm kurz, aufrecht, wiederholt gabelig verzweigt, stets auf hohen Stützwurzeln stehend. Von den Zweigen hängen meistens zahlreiche ± 1 m. lange Luftwurzeln herab. Der Stamm und die Luftwurzeln sind stets mit kurzen, scharfen Dornen dicht bedeckt. Blätter 2—3 m. lang, oberseits wehrlos, am Rande vom Grunde an bis oben und unterseits auf dem Mittelnerv gestachelt oder (bei der kultivierten Form) fast ganz wehrlos. Antheren mucronat. Syncarpia länglich-kugelig, schön rot, ± 4—10 × 2—6 cm. im Durchm. — Warburg l. c. 46. Fig. 8*B* und 13*F*: *P. moschatus* Miq. Fl. Ind. Bat. III. (1855) 165; *P. inermis* Reinw. in Blume Catal. 111; Hassk. Catal. Horti Bogor. 60; Junghuhn Java I. (deutsch) 173; *P. samak* Hassk. in Flora XXV. (1842) Beibl. II. 14; *P. odoratissimus* Linn. f. Suppl. (1781) 424; Miq. l. c. *P. littoralis* Jungh. Topogr. naturw. Reise durch Java (1845) 61 (nec Kurz); *P. fascicularis* Lmk. Encycl. (1783) 372

(excl. var. β); *Marquartia leucacantha* Hassk. Catal. Hort. Bogor. (1844) 61; *Hasskarlia leucantha* Walp. Ann. I. (1849) 753; Vergleich weitere Synonymie in Warburg l. c. 46—47.

West- bis *Ost-Java* von 0—150 m. ü. M., fast ausschliesslich auf sandigem Meeresstrand; dort auf den Dünen oft bestandbildend. Selten im Inneren des Landes wildwachsend und in diesem Fall fast nur auf sehr unfruchtbarem, trocknem Standort z. B. bei Ngarengan im Djatiwald um 25 m. ü. M. In kultiviertem Zustande findet man die Art jedoch in allen Teilen von Java und auf den verschiedensten Bodenarten bis etwa 800 m. ü. M. Nicht in Sümpfen wachsend und in Java auch nicht im Gebirge auftretend. *West-Java:* Strand von Palabuan ratu (Kds. n. 34386 β, u. s. w.). Mittel-Java: Strand von Nusakamebangan (Kds. n. 6142 β) und von Karangbolong (Kds. n. 29741 β). Im Djatiwald von Ngarengan. Djapara um 50 m. ü. M., (Kds. n. 35164 β und 35165 β), dort auch in Hecken u. s. w. kultiviert (Kds. n. 35586 β und 35587 β). *Oost-Java:* Strand von Puger (Kds. n. 13166 β).

Habitus: Bestandbildende Characterpflanze der Stranddünen und des sandigen Meeresstrandes.

Verbreitung: Durch den Malay. Archipel (Strand von Celebes, Sumatra, u. s. w.) bis tropisch Australien, Polynesien und Südasien; auch auf den Seychellen und Mascarenen. Von Warburg l. c. wird diese Species mit Recht die verbreiteste Pandanusart der Welt genannt.

Die in Java angepflanzten Kulturvarietäten sind:

1*a*. **Pandanus tectorius** var. **laevis** (Kunth) Warb. l. c. 48. Blätter 200 × 5—6 cm., am Rande und unterseits fast wehrlos; die Spathen der ♂ Blütenstände sehr wohlriechend; ♀ Blüten und Frucht unbekannt. — *P. moschatus* Miq.! Fl. Ind. Bat. III (1855) 165; *P. inermis* Reinw.! in Blume Catal. 111; Jungh. Java I. (deutsche Ausgabe) 173.

Dieser Baum scheint nur durch Schösslinge vermehrt zu werden und ausschliesslich wegen des Wohlgeruches der Blüten angepflanzt zu werden.

1*b*. **Pandanus tectorius** var. **Samak** (Hassk.) Warb. l. c. 48. Blätter am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv feinweisslich-gestachelt. Blüten und Früchte unbekannt.

Diese Art scheint auch nur durch Schösslinge fortgepflanzt zu werden und sowohl für lebende Zäune, wie auch wegen der für Flechtwerk geeigneten Blätter angebaut zu werden.

2. **Pandanus dubius** Spreng. Syst. III. (1826) 867. — Baum, 10—20 m. hoch. Stamm mit 2—3 m. hohen Stützwurzeln, oben nur 1—2mal gabelig-verzweigt. Die Zweige ohne Luftwurzeln. Blätter bis 5 m. lang und 11—14 cm. breit, oben plötzlich schwanzförmig-zugespitzt. Syncarpien einzeln, ± kugelig, hängend. Steinfrüchte 8—10 cm. lang und 4—5 cm. breit, einreihig, 2—4fächerig. Diese Artbeschreibung ist angefertigt nach Warburg l. c. 50—52. Fig. 14 *A—D* und Fig. 1 (Habitusbild). — Miq. Fl. Ind. Bat. III. 159; *P. latissimus* Blume Rumphia I (1835) tab. 53 (icon; ohne Diagnose); Miq. Plantae Junghuhnianae I. (1851—53) 166 (descriptio); S. Kurz in Miq. Ann. Mus. Lugd. Bat. II. (1865) 52 (descript.); *P. bagea* Miq. Fl. Ind. Bat. III (1855) 159; *P. edulis* De Vriese (non Thou.) in Hook. Kew Journ. VI (1854) 264; *Hombronia edulis* Gaud. Bot. Voy. Bonite (1843) t. 22 fig. 17; comp. *P. Bidoer* Jungh.! Java, zijne gedaante, enz. I. Ed. 2. (1853) 268.

West Java, nur an einem einzigen Standort, nämlich auf dem sandigen Meeresstrand am Südfuss des Berges Pajung auf der Halbinsel Udjong-kulon in der Residenz Banten, bei Bivuak Muara-Tjibunar. Dort wurde die Art von Junghuhn zuerst gesammelt und von mir etwa ein halbes Jahrhundert später in erwachsenen und jungen

Exemplaren zurückgefunden (Kds. n. 6133 β. — Nur die Früchte und Blätter des zitierten Specimens).

Verbreitung: Nach Warburg l. c. wächst *Pandanus dubius* wild in den Molukken, Papuasien und Polynesien. — Im Leidener Herbar liegt *P. latissimus* Blume! (= Zipp) (= *P. dubius* Spreng.; Warburg!) sowohl aus Java (leg. Junghuhn!) wie auch aus Sumatra (am Strand, als Pandanlaut); (leg. Praetorius!) und aus Banda (leg. Reinwardt!). — In dem Buitenzorger Herbar liegt die Art (steriel) noch als *P. latissimus* Bl. (= *P. dubius* Spr. teste Martelli!) von der Noordwachter-Insel Pandjalinan bei Batavia (leg. J. J. Smith n. 93).

Über das Leidener Originalherbar von Junghuhn und über das von mir gesammelte obenerwähnte javanische Exemplar (Kds n. 6133 β) von *Pandanus Bidoer* Jungh.! = *P. dubius* Spreng kann noch Folgendes mitgeteilt werden:

Pandanus Bidoer Junghuhn, Java, zijne gedaante I. (1853) 268. — Baum, bis 20 m. hoch. Stamm aufrecht, säulenförmig, bis 30 cm. im Durchm., auf starken, wenig verzweigten, bis 2½ m. hohen Stützwurzeln, cylindrisch, nur oben bis 2 mal gabelig verzweigt. Die Zweige ohne Luftwurzeln. Blätter bis 12 cm. breit am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv stachlich. Spatha schön blassgelb. Blüten blassgelb, geruchlos. Syncarpia noch nicht reif schon 20 cm. breit; dieselben sollen reif (nach Angabe der Eingebornen) rot sein und essbare Samen haben. Ich sah nur unreife Syncarpia und sammelte nur Blüten, Blätter und abgefallene schon zerfallene Steinfrüchte. Letztere sind ± 9 cm. lang, bis 3 cm. breit und am Grunde viel mehr verschmälert als Warburg l. c. Fig. 14*B* abbildet. Diese Beschreibung ist angefertigt nach Herb. Kds. n. 6133 β (nur Blatt, Frucht und in loco gemachte Notiz mit Habituszeichnung, jedoch nicht nach den bei dem Herbar beigeklebten ♂ Blüten). — Nach Junghuhn

sollen die Syncarpia länglich-kugelig sein und bis 40 cm. Durchmesser haben; ferner sollen die Blätter bisweilen bis 2 m. lang und 40 cm. breit sein. Das leider sehr beschädigte Original von *Pandanus Bidoer*, Jungh.! im Leidener Reichsherbar hatte jedoch nach meiner Messung, nur bis 22 cm. breite Blätter.

Die Art wurde auch von Junghuhn (l. c. 268 Bemerkung 2) in der Westjavanischen Halbinsel Udjung kulon ausschliesslich an dem Fundort entdeckt, wo ich sie am 15 Juli 1892 blühend und fruchtend wiedergefunden habe. Es scheint, dass diese Species seitdem nicht wieder in Java eingesammelt worden ist. Es sei hier bemerkt, dass damals eine Reise zu Fuss von 10 Tagen nötig war um den betreffenden Fundort von dem Ausgangspunkt meiner Reise, nämlich von dem Pasanggrahan Tjemara im Unterdistrict Sumur in der Abt. Tjaringin zu erreichen. Damals (1892) war von der ganzen Halbinsel Udjungkulon nur die westlich von Berg Pajung gelegene Spitze, nämlich der Feuerturm von „Java's 1e punt" bewohnt. Der übrige Teil dieser Halbinsel und auch der G. Pajung war damals ganz mit Urwald bedeckt.

Der *Habitus* von *P. Bidoer* Jungh. ist höchst characteristisch. Von allen *Pandanus*arten von Java hat *P. Bidoer* Jungh. (= *P. dubius* Spreng) bei weitem den höchsten und dicksten Stamm und auch die grössten und breitesten Blätter. Letztere sind oft bis 18 cm. breit, während Junghuhn angibt, dass dieselben bisweilen bis 1½ Fuss (40 cm.) breit sein sollen.

Verbreitung: Wenn, was auch schon Warburg l. c. 51 bezweifelt, *Pandanus Bidoer* Jungh. identisch sein sollte mit *P. dubius* Spreng. müssten die ♂ Blüten von *P. Bidoer* den Bau für die Section *Hombronia* Warb. besitzen. Jedoch zeigen die einzigen ♂ Blüten, welche bisher von *P. Bidoer* Jungh. vorliegen, nämlich die auf dem Herbarbogen Kds.

n. 6133 β aufgeklebten ♂ Blüten, den Bau von der Section *Rijkia* Sulp. Kurz. Deshalb ist die Zugehörigkeit dieser von einem Buitenzorger javanischen Beambten beigeklebten ♂ Blütenstände zweifelhaft. Leider habe ich bei dem Einsammlen auf der Original Einsammlungsetikette keine Blütenanalyse gezeichnet, damals (15 VII 1892) nur notiert, dass Blüten, Früchte und Blätter von mir eingesammelt wurden.

Nimmt man nun an, dass trotz ihrer grossen Ähnlichkeit mit ♂ Blüten von *Pandanus Lais* Kurz und *P. pseudolais* Warburg, dennoch diese ♂ Blüten zu dem beigeklebten *P. Bidoer*-Blatt und den 2 beigeklebten unter dem Baum von mir gesammelten *P. Bidoer*-Steinfrüchten gehören, so müsste man annehmen, dass der javanische *P. Bidoer* Jungh. als eigene Art von *P. dubius* Spreng. abgetrennt und in die Section *Rijkia* gestellt werden müsste. Aber wie oben bereits mitgeteilt wurde bezweifle ich die Zugehörigkeit der bei Kds. n. 6133 β beigeklebten ♂ Blüten und ich vermute, dass ein bei dem Aufsetzen bez. bei dem Aufkleben der Herbarteile von dem betreffenden javanischen Beamten ein Fehler gemacht worden ist und dass die beigeklebten ♂ Blüten nicht zu dem erwähnten Bidoer-Specimen Kds. n. 6133 μ gehören. Herr Graf U. Martelli, der auf meine Anfrage diese eventuelle Zugehörigkeit sorgfältig untersuchte, teilte mir brieflich mit, dass er nicht zweifelt, dass die erwähnten beigeklebten ♂ Blüten von Kds. n. 6133 β nicht dazu gehören, sondern zu *P. lais* oder zu *P. pseudolais*. Im Leidener Reichsherbar fehlen Blüten und Früchte, sowohl von *P. dubius* Spreng., wie auch von *P. Bidoer* Jungh., leider vollständig.

3. **Pandanus polycephalus** Lam. Encycl. I. (1783) 372. — Bis 3 m. hoher Strauch. Blätter 1—1½ m. lang und 2—3 cm. breit, am Rande und unterseits auf dem Mittel-

nerv fein-gestachelt; an der Spitze oberseits mit 2 Reihen sehr kurzen, locker stehenden Stacheln. Antheren oben stumpf (ohne Mucro). Syncarpia ährig zusammenstehend, rot, breit eiförmig, 3—5 cm. lang und 2—3 cm. breit. Steinfrüchte 1-fächerig, ± 1 cm. lang und 4 mm. breit. — Warburg l. c. 68. Fig. 18*A*—*H*; *P. Kurzianus* Solms-Laub. in Linnaea XLII. (1878) 4; *Jeanneretia littoralis* Gaud. Bot. Voy. Bonite (1845) tab. 25, fig. 1—7; *P. littoralis* Sulpiz Kurz in Journ. Asiat. Soc. Beng. XXXVIII. (1869) II. 3. p. 150; *P. humilis* Rumph. Herb. Amb. IV. (1743) 143, tab. 76; Miq. Fl. Ind. Bat. III. 160.

Java? — Für das in der Literatur erwähnte wildwachsende Vorkommen auf Java habe ich in dem Leidener Reichsherbar keine Belegexemplare gefunden; das Leidener Material dieser Art stammt, wie ich mich überzeugte, aus den Molukken, nicht aus Java. Auch unter den in Java von mir gesammelten Herbarspecimina ist diese Art nicht vertreten. Ich bezweifle deshalb, dass diese Species in Java wild wachsen soll. Schon Warburg l. c. 68 bezweifelt mit Recht eine von Kurz gemachte Angabe über das sogenannte Vorkommen dieser Art im Gebirge von West-Java von 700—1300 m. ü. M. und gibt das Areal, wie folgt an: „Malesien, Papuasien, namentlich im Sandstrande der Küste." — Miquel l. c. 160 sah auch nur Herbar aus den Molukken und für das Vorkommen auf Java zitiert er Hasskarl, der die Art unter den einheimischen Namen *Pandan serengseng* oder *Arasas leutik* (nach meiner Meinung vermutlich fälschlich) für Java angibt. Weil aber die Blätter dieser Species denjenigen der wirklich auf Java wildwachsenden Arten, *Pandanus caricosus* Kurz und *P. atrocarpus* Griff. täuschend ähnlich sind und weil die letztgenannten 2 Arten dort in den inneren Wäldern z. T. auch im Gebirge wachsen, lassen sich die unrichtigen Angaben von Kurz und von

Hasskarl gut aufklären, wenn man annimt, dass steriele javanische Exemplare der 2 genannten Arten, sowohl von Kurz wie auch von Hasskarl fälschlich für *Pandanus polycephalus* gehalten worden sind. — Vorläufig rechne ich deshalb *P. polycephalus* noch nicht zur Flora von Java.

Habitus: Steriel täuschend ähnlich aussehend wie *P. caricosus* Kurz und *P. atrocarpus* Griff.; fruchtend jedoch an den bei *P. polycephalus* ährig angeordneten Syncarpia leicht kenntlich.

Verbreitung: Nur in dem östlichen Teil des Malayischen Archipels auf sandigem Meeresstrand z. B. in Ceram (Molukken). Von dort sah ich im Leidener Reichsherbar: n. 12 (898/273) und n. 695 (903/257) von W. H. de Vriese & Teijsmann.

4. **Pandanus stenophyllus** S. Kurz in Miq. Ann. Mus. bot. Lugd. Batav. II. (1866) 52. — Baumstrauch oder Strauch bis 8 m. hoch. Stamm ± aufrecht, bis 8 cm. im Durchm. entweder bis etwa 4 mal gabelig verzweigt mit langen, geotropischen, unverzweigten, nicht bis zum Boden reichenden Luftwurzeln und mit sehr kurzen Stützwurzeln (Kds. n. 39062 *β* bei Pringombo) oder bisweilen oben unverzweigt, nur ¾ hoch und auf 1¼ m. hohen Stützwurzeln stehend (Kds. n. 40111 *β* in Banten). Blätter ½—1¼ m. lang bis 2½ cm. breit, am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv gestachelt. Syncarpia einzeln, aufrecht, ellipsoidisch, 6 × 4 cm. bis 9 × 7½ cm. Steinfrüchte mit 3 mm. langem, bisweilen verzweigtem dornigem Griffelrest. Warburg l. c. 78. Fig. 21*L—M;* Koord. Icon. ined. in Mus. bot. Hort. Bogor.; *Freycinetia nitida* Miq. l. c. 172; *P. nitidus* Kurz l. c. 103.

West- und *Mittel-Java* von 0—1250 m. ü. M. in immergrünem Mischwald auf fruchtbarem vulkanischem Boden und auch auf Kalkboden. Auf dem G. Karang um 1000 m. ü. M. (Kds. n. 40111 *β*). Im Süd-Preanger bei Palabu-

an ratu um 25 m. ü. M. sehr häufig. (Kds. n. 34550 *β*).

In Res. Banjumas auf dem Midangangebirge bei Pringombo um 800 m. ü. M. häufig (Kds. n. 39062 *β* und 39178 *β*). Die Art war in der Literatur bisher nur für Westjava erwähnt worden.

Habitus: sehr characteristischer, aufrechter Baumstrauch. Das aufrechte, einzeln stehende Syncarpium sieht einigermassen einer Sammelfrucht von *Ananassa sativa* ähnlich. Bei allen anderen mir bekannten *Pandanus*-Arten von Java hängen die Früchte herunter. Die sehr hohen, dünnen Stützwurzeln sind bisweilen bei nur 2 m. hohen Exemplaren schon bis über 1 m. hoch.

Verbreitung: Ausserhalb Java noch nicht bekannt.

5. **Pandanus lais** S. Kurz in Natuurk. Tijdschr. Nederl. Indië XXVII (1864) 218. — Baum, bis 15 m. hoch. Stamm mit Stützwurzeln: oben unverzweigt oder verzweigt. Blätter 3—4½ m. lang und 10 cm. breit, am Rande und unterseits derb-gestachelt. Syncarpia ährig angeordnet, kleiner als diejenigen von *P. furcatus*. Steinfrüchte breit obkonisch 3 × 1 cm., oben mit gabeligem Griffelrest. (Nach Warburg l. c.). — Warb. l. c. 76, Fig. 6*A* und *E*, 21*E*.

Java? — Warburg l. c. erwähnt in seiner Monographie nur Bangka als Fundort. Weil die Art in Blatt kaum von dem javanischen *P. pseudolais* Warb. getrennt werden kann, und weil einige meiner javanischen sterilen Herbarexemplare von der, sowohl von Martelli, wie auch von mir, mit Zweifel für *P. pseudolais* gehaltenen Art vielleicht zu dieser verwandten Species, zu *P. lais* Kurz, gehören können, wird diese noch nicht mit Sicherheit für Java nachgewiesene Art (*P. lais* Kurz) hier aufgenommen.

Habitus: gleicht *P. pseudolais*, unterscheidet sich jedoch durch ährig angeordnete Syncarpia.

Verbreitung: Nur aus Bangka (Sulpiz Kurz) bekannt.

6. **Pandanus bantamensis** Koord. nova spec. msc. (14

VII 1909) in herb. Mus. bot. Hort. Bogor. — Baum, 3—5 m. hoch. Stamm gerade, aufrecht, (? stets) ohne Stützwurzeln, oben nur 1—3 mal gabelig-verzweigt; auch oben ohne Luftwurzeln. Stamm und Zweige sehr dicht kurz-scharf-gedornt. Blätter 2—3 m. lang (bei jungen Pflanzen fast doppelt so lang), linealisch, bis 5 cm. breit, am Rande vom Grunde an bis oben ± dicht-dornig-gezähnt, oberseits wehrlos, unterseits auf dem Mittelnerv am Grunde mit wenigen dicken, senkrecht-abstehenden, scharfen Stacheln und unterseits oben in der Nähe der Spitze auf dem Mittelnerv ± dicht-stachlig. Früchte einzeln stehend, hängend, mit gebogenem 40 cm. langem, am Grunde nur ½ cm. (oben 1½ cm.) breitem Stiel; oblong-cylindrisch, 25 cm. lang und 8 cm. breit. Steinfrüchte spitz-prismatisch-konisch, 2½ cm. lang, fest mit einander verwachsen, 1- sehr selten 2-fächerig, mit prismatisch-convexem Scheitel. Die unteren Carpiden besitzen einen kurz-gabeligen und alle oberen Carpiden einen unverzweigten, 5 mm. langen, dornartigen Griffelrest (Fruchtbeschreibung nach Kds. n. 22667 *β*).

West-Java: Nur an zwei Stellen gefunden: 1) in dem Süsswasser-Sumpf Danu(-See) am Nordfuss des G. Karang in Res. Banten um 100 m. ü. M., dort auch wo das Wasser metertief ist, bestandbildend (Kds. n. 6138 *β*). 2) Leuweung Sela-awi bei Buitenzorg um 300 m. ü. M. von meinem javanischen Sammler Atmowinoto gefunden; weitere Standortsangaben liegen nicht vor (Kds. n. 22667 *β* fruchtend am 26 Juni 1896). Weder in Mittel- noch in Ost-Java habe ich diese characteristische, in den erwähnten Sümpfen bestandbildende Art zurückgefunden. Sie fehlt vollständig in salzigen Sümpfen und fehlt auch auf sandigem Meeresstrande.

Verbreitung: unbekannt.

Habitus: Diese Art ist, weil die Blüten und Früchte noch nicht vorliegen, von zweifelhafter Stellung. Nach

Martelli (msc. in herb. Kds. n. 6138 β) gehört sie zur Section *Rijkia*. Nach meiner in Banten gemachten Aufzeichnung gleicht dieser Baum habituell dem *Pandanus*, der in den Süsswasser-Sümpfen im Inneren von der heissen Ebene von Ost-Sumatra, südwestlich von Langgam (bei Bivuaks 15. III. 1891 und 26. III. 1891 (Kds. n. 10400 β und 10401 β) der IJzerman-Sumatra-Expedition) bestandbildend von mir beobachtet worden ist. Die Art sieht in Blatt auch einigermassen *Pandanus pseudolais* Warb. ähnlich, jedoch ist der Stamm von *P. bantamensis* [wenigstens oberhalb der Wasserfläche] ohne Stützwurzeln, ist viel dichter gedornt, und sind die Stacheln, die sich auf der Unterseite des basalen Teiles der Blätter befinden bedeutend grösser als bei *P. pseudolais*. Auch die Syncarpia beider Arten sind, soweit ich mich erinnere, verschieden. Von der erwähnten sumpfbewohnenden sumatranischen Art (Kds. msc.) kann man diese westjavanische Sumpfbewohnende Art leicht unterscheiden, weil bei der genannten Sumatranischen Art (Kds. n. 10401 β und 10400 β) die Blätter oberseits zwei Reihen und unterseits eine Reihe Stacheln besitzen, während die Blätter von *P. bantamensis* nur unterseits eine Reihe Stacheln haben, aber oberseits völlig wehrlos sind.

Nur mit grossem Zweifel und grössenteils nur auf Grund von dem sehr abweichenden Baumhabitus und der abweichenden geographischen Verbreitung habe ich die Art *P. bantamensis* von *P. pseudolais* Warb. abgetrennt.

Pandanus bantamensis Kds. n. sp. — Arbor 3—5 m. alta, haud valde ramosa, radicibus aereis destituta. Syncarpium solitarium, pendulum, oblongo-cylindraceum ± 25 cm. longum et 8 cm. latum. Drupae oblongo-conicae 2½ cm. longae, apice late pyramidatae, fere omnino connatae, stylo 5 mm. longo sursum curvato indiviso vel breviter bifurcato-spiniformi coronatae. Flores ignoti.

7. **Pandanus pseudolais** Warburg Pandanaceae in Engler Pflanzenreich IV. 6. (1900) 76. — Baum, bis 8 m. hoch. Stamm gerade, aufrecht, bis 15 cm. im Durchm., stets auf hohen, kurz-gabelig verzweigten, dicken Stützwurzeln, oben nur spärlich verzweigt. Die Zweige stets ohne Luftwurzeln. Blätter linealisch ± 3 m. lang (bei jungen Pflanzen etwa 5 m. lang), bis 8 cm. breit, am Rande vom Grunde an stachlich-gezähnt, oberseits wehrlos, unterseits am Grunde auf dem Mittelnerv mit zerstreuten, krummen, dicken Stacheln und oben bis zur Spitze mit ± dicht stehenden Stacheln. — Koord. Icon. ined. in Mus. bot. Hort. Bogor. — *P. lais* auct. pro parte; *P. furcatus* auct. pro parte, (non Roxb).; Miq. Fl. Ind. Bat. III. 162. tab. 37. (Die Analyse in Miquel ist gut, aber die Habitus-Abbildung ist schlecht).

West- bis *Ost-Java* von 0—1600 m. ü. M., vorzugsweise in West-Java um 1000—1500 m. ü. M.; dort in immergrünem, schattigem Mischhochwald, auch im Altingia-Wald auf fruchtbarem, humosem vulkanischem Boden sehr häufig. Bisweilen, aber selten auch im Djatiwald z. B. bei Ngarengan um m. ü. M.; noch nicht in andern Djatiwäldern gefunden. Selten auch auf Kalk, z. B. bei Tjampea um 200 m. ü. M. Nicht in Sümpfen und nicht auf salzhaltigem Boden. — In West-Java: In Res. Banten auf dem G. Pulasari um 1050 m. ü. M. (Kds n. 6139 *β*); in Res. Preanger bei Tjibodas auf dem Gede um 1450 m. ü. M., sehr häufig (Kds n. 12658 *β*; 31964 *β*, u. s. w.); in Res. Batavia bei Tjampea um 200 m. ü. M. (Kds n. 31354 *β*). — *Mittel-Java:* G. Slamat 1400 m. ü. M. (Kds n. 6141 *β*); in Res. Semarang bei Ngarengan (Djapara) um 50 m. ü. M. (Kds n. 33621 *β* und auf dem G. Telemojo um 1400 m. ü. M. (Kds n. 35997 *β*); in Res. Madiun auf dem G. Wilis oberhalb Ngebel um 1400 m. ü. M. sehr häufig. — *Ost-Java:* in der Res. Besuki auf dem Westhang des Rahun-Idjen-

Gebirges oberhalb Pantjur um 1450 m. ü. M. ziemlich häufig (Kds n. 32395 *β*).

Habitus: Der auf Stützwurzeln stehende bis 8 m. hohe und 15 cm. dicke Stamm wird bei keiner anderen im Gebirge um 1400 m. ü. M. vorkommenden Art von *Pandanus* so hoch und so dick wie bei dieser Species.

Verbreitung: Ausserhalb Java noch nicht sicher bekannt. Die Art ist dem in Vorderindien wachsenden *P. furcatus* Roxb. sehr nahe verwandt.

8. **Pandanus** (Rykia) **oviger** Martelli! nova spec. msc. in herb. Buitenzorg. — Aufrechter Strauch, etwa 4 m. hoch. Blätter lanzettlich bis sichelförmiglanzettlich 40 × 5 cm., oben langgeschwänzt, vom Grund an bis oben spitzstachlig-gesägt. Steinfrüchte 2½ cm. lang, ± 9 mm. breit, verkehrt-kegelig, oben mit dem meistens gabeligen, verholzten, stachligen Griffel versehen. Syncarpia ellipsoidisch, oben etwas breiter als unten, ± 10 cm. lang und 6½ cm. breit. (Beschrieben nach einer Frucht und einigen Blättern von Kds. n. 27888 *β* in herb. Buitenzorg).

Mittel-Java in der Res. Semarang in der Abteilung Ambarawa bei Sepakung auf dem Nordhang des G. Telemojo um 1400 m. ü. M. auf fruchtbarem, vulkanischem, immerfeuchtem Boden in immergrünem, schattigem Mischhochwald, selten (Kds. n. 27888 *β*).

Verbreitung: Bisher nur von dem obengenannten Fundort bekannt.

„*Pandanus* (*Rykia*) *oviger* Martelli n. sp. Arbustus. Folia novella tantum nota, chartacea, brevia, 40 cent. longa, lanceolata, 5—5½ cent. lata, basin versus sensim angustata, superne in acumen trigonum abeuntia, utrinque manifeste, attamen non crebre, longitudinaliter venulosa et transverse tessellata, marginibus patule serratis, dentibus rectis, subdistantibus, longiusculis, e basi lata acutis; costa media subtus acuta, tenuis sed prominula, in parte

media inermis, basin versus remote et reverse aculeata. Syncarpium pedunculatum, oblongo-obpyriforme, 11 cent. longum, 6 cent. diam. Drupae numerosae, confertae, 2½ cent. longae, 9 mill. latae, exagonae, cuneatae, in earum parte apicali, (5 mill. longa et cum pileo connata) liberae; pileum apicem druparum vestiens, pyramidato-rotundatum, angulosum, et in vertice areolatum. Stylum breviusculum, 5 mill. longum, sursum incurvum, corneum, nitens, furcatum. Endocarpium osseum, 1½ cent. longum, superne rotundatum, in summo vertice acuminatum; caverna mesocarpica supera, medullosa."

„Habitat. Java. Koorders no. 27888 β in herb. Buitenzorg" (U. Martelli msc. 8. XI. 1909).

9. **Pandanus scabrifolius** Martelli! nova spec. msc. (Juli 1909) in herb. Buitenzorg. — Kleiner Baumstrauch 5 m. hoch. Stamm gerade, ohne Stützwurzeln, oben nur sehr wenig verzweigt. Die Zweige ohne herunterhängende Luftwurzeln. Blätter über meterlang, linealisch, 7 cm. breit, am Rande vom Grunde an bis oben scharfgezähnt; unterseits auf dem Mittelnerv am Grunde spärlich- oben ± dichtgezähnt. Syncarpia einzeln stehend, langgestielt (mit 20 cm. langem Stiel), eiförmig, 10 × 7½ cm., am Grunde abgestutzt, oben stumpf. Steinfrüchte ± cylindrisch, 2½ cm. lang, mit einander verwachsen; die unteren oben abgeflacht, die oberen convex, mit vergrössertem, verholztem, gabeligem oder unverzweigtem stachligem Griffel gekrönt. (Beschreibung nach Frucht und Blatt von Kds. n. 29637 β in Herb. Buitenzorg).

Mittel-Java um 1700 m. ü. M. auf dem Gipfel des G. Pendil (auf dem Telemojo-Gebirge) in der Abteilung Ambarawa der Res. Semarang auf ziemlich trocknem vulkanischem Boden in lichtem immergrünem Mischwald, ziemlich selten. (Kds. n. 29637 β. Fruchtend in Februar 1898). Noch nicht aus West- und Ost-Java bekannt.

Habitus: In Blattform gleicht die Art habituell *P. pseudolais* Warb., jedoch ist die Frucht bedeutend kleiner und sind die unteren Drupae oben abgeflacht. Die Blüten sind noch unbekannt. Die Zugehörigkeit zu der Section (*Rijkia*) ist aber nicht zweifelhaft.

Verbreitung: Bisher nur von dem obengenannten Fundort bekannt.

„*Pandanus* (*Rykia*) *scabrifolius* Martelli n. sp. Folia novella (adultiora desunt) subcoriacea, ultra metralia, 7 cent. lata, sursum sensim attenuato-acuminata, utrinque in sicco crebre ac manifeste venuloso-tessellata, ita ut scabrida putantur, marginibus crebre serratis, dentibus breviusculis, acutis, subpatentibus, et subaduncis; costa media remote, apicem versus crebre, serrata. Syncarpium solitarium pendulum, globoso-subpyriforme, subtrigonum, 10 cent. longum, 7 cent. diam., pedunculo gracili, 25 cent. longo, 1 cent. crasso, suffultum; drupae numerosae, confertae, 2½ cent. longae, 9—10 mill. latae, leviter cuneatae, acute exagonae, parte apicali libera fere destitutae sed pileo connata; pileum nonnihil convexum, acute angulosum, in sicco saepe in medio depressum; stigma robustum, corneum, latum, breve, in dorso planum, apice furcato vel interdum integro. Endocarpium osseum, latum, spissum, fere totam longitudinem drupae occupans, in fere dimidiam superiorem partem a mesocarpio lacunoso-medulloso involutum, conicum et acuminatum."

„Habitat. Java in cacumine montis Pendil. Koorders no. 29637 *β* (in herb. Buitenzorg)." (U. Martelli msc. 8. XI. 1909). [1])

---

1) Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn Graf U. Martelli in Florence meinen verbindlichsten Dank zu sagen, dass er mir seine Artdiagnosen von *Pandanus scabrifolius* und *oviger* zur Publikation überlassen hat.

10. **Pandanus caricosus** S. Kurz (non? Miq.) in Journ. of Bot. V. (1867) 100, tab. 62, Fig. 1—3. — Bis 2 m. hoher Halbstrauch oder Strauch. Stamm unverzweigt, ohne Stützwurzeln, bis 5 cm. im Durchm., krumm, aufrecht oder niederliegend, mit zahlreichen kurzen Luftwurzeln. Blätter bis 2½ m. lang und bis 5 cm. breit, am Rande gestachelt, unterseits nur auf dem Mittelnerv gestachelt, jedoch oberseits auf der Spitze mit 2 Reihen Stacheln, während dort (oberseits) der Mittelnerv nicht gestachelt ist. Syncarpium einzeln, aufrecht stehend, 7 × 5 cm., ellipsoidisch oder ± kugelig. Steinfrüchte oben am Scheitel warzig, mit 6 mm. langem dornigem Griffelrest. — Warburg l. c. 83. Fig. 22*F—I*.

West- bis *Ost-Java* von 0—1000 m. ü. M. — Von mir an folgenden Stellen gesammelt: In der Res. Semarang in der Abt. Grobogan bei Karangasem um 250 m. ü. M. im Djatiwald auf periodisch trocknem Boden. (Kds n. 28369 *β*). — In Süd-Pasuruan am Südhang des G. Smeru im immergrünen Mischwald um 450 m. ü. M. bei Tangkil, ziemlich häufig (Kds n. 23653 *β*). — In der Res. Besuki am Südhang des G. Rahun bei Tjoramanis-Simpolan um 600 m. ü. M. im immergrünen schattigen Mischwald (Kds n. 21708 *β*). — Nach dem Leidener Reichsherbar wurde diese Art von Kuhl & Van Hasselt auf dem Salak gesammelt.

Habitus: Eine der kleinsten *Pandanus*-Arten von Java mit aufrechter, kleiner Sammelfrucht. Die Frucht ist ausserordentlich characteristisch und gekennzeichnet durch die warzige Oberfläche (= Scheitel der Drupa) und durch die gelbgrauschwarze Farbe.

Verbreitung: Ausserhalb Java noch nicht bekannt.

11. **Pandanus atrocarpus** Griff. Pl. asiat. (1851) 160. — Baumstrauch oder Strauch, bis 3 m. hoch. Blätter ± 1½ m. lang und 2½ cm. breit, am Rande dicht fein-gestachelt,

am Grunde unterseits auf dem Mittelnerv grob-gestachelt, aber oberseits wehrlos; oben unterseits nur auf dem Mittelnerv gestachelt, aber dort (bis zur Blattspitze) mit zwei Reihen feiner Stacheln, während auch dort der Mittelnerv oberseits wehrlos ist. Syncarpia ährig angeordnet, ellipsoidisch, 10 × 7 cm. Drupae 2½ cm. lang mit warzigem Scheitel mit 3 mm. langem dornigem Griffelrest.

Mittel- und *Oost-Java* von 0—900 m. ü. M. in immergrünem schattigem Mischhochwald auf fruchtbarem immerfeuchtem Boden nicht selten. Auf der Insel Nusakambangan um 25 m. ü. M. (Kds. 40265 β; 40266 β; u. s. w.). In der Res. Besuki auf dem Südhang des G. Rahun bei Tjoramanis-Simpolan um 800 m. ü. M. (Kds. n. 20798 β). Die Art war, so weit mir bekannt, in der Literatur bisher noch nicht für Java erwähnt worden.

Habitus: wie *P. caricosus* Kurz.

Verbreitung: Malay. Archipel (Bangka); Malakka.

12. **Pandanus variegatus** Miq. Annal. Bot. II (1851) 28. — Strauch. Stamm verzweigt, mit Luftwurzeln. Blätter mehr oder weniger panachiert, in der Jugend fast ganz weiss, 50—60 cm. lang und 2½ cm. breit, am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv mit weissen 1½—2 mm. langen Stacheln versehen. Blüten und Früchte unbekannt. — Warburg l. c. 86; Miq. Fl. Ind. Bat. III. 165; *P. javanicus variegatus* Hort. e. Nicholson Illustr. Diction. of Gardening III. (1887) 16.

Java? — Sowohl im Leidener Reichsherbar wie auch in dem von mir gesammelten Herbar ist diese Kulturart nicht vertreten. Miquel (1856) l. c. 165 vermutet, dass die in Europa aus dem Hortus Bogor. eingeführten Pflanzen vielleicht aus Neu-Holland stammen könnten. Warburg sagt aber über das Vorkommen von *P. variegatus* Miq. Folgendes: „Angeblich aus Australien (soll wohl heissen Polynesien) eingeführt, in Buitenzorg, sowie in

ganz Java und Madura in den Gärten verbreitet." (Warb. l. c. 86).

Habitus: Die einzige für Java erwähnte *Pandanus*-Art mit panachierten Blättern.

Verbreitung: Heimisch in? Polynesien.

13. **Pandanus latifolius** Hassk. in Flora (1842) II. Beibl. 13. — Baumstrauch mit 2½—3 m. hohem Stamm. Blätter geblich-grün 1¼ m. lang und 7—10 cm. breit, fast ganz wehrlos oder am Rande und unterseits auf dem Mittelnerv mit wenigen zerstreuten sehr kleinen Stacheln. ♂ Blütenstand ± 60 m. lang mit 90 cm. langer am Grunde weisser Spatha und mit ± 35 m. langen von weissen Bracteen versehenen Ähren. — Warburg l. c. 87; Miq. Fl. Ind. Bat. III. 164 (excl. syn.).

Java. — Wegen des Wohlgeruchs der getrockneten Blätter und auch als Zaunpflanze kultiviert. Angeblich in Java wild; jedoch unter den von mir gesammelten, wildwachsenden *Pandanus*-Herbarspecimina, sowie auch im Leidener Reichsherbar, ist diese Art nicht durch Material wildwachsender Exemplare aus Java vertreten.

Habitus: Die bis 10 cm. breiten Blätter gleichen oberflächlich *P. Bidoer* Jungh., womit von Miquel (Flora Ind. Bat. III. 164) *P. latifolius* Hassk. verwechselt worden ist. Man kann diese beiden deutlich verschiedenen Arten auch in sterielem Zustand leicht aus einander halten, weil *P. Bidoer* Jungh. ein bis 20 m. hoher in Java wildwachsender, dort nicht kultivierter Baum ist und *P. latifolius* Hassk. ein nur etwa 3 m. hoher, in Java nicht wildwachsender, aber dort kultivierter Baumstrauch sein soll.

Verbreitung: Vaterland unbekannt. Ausserhalb Java bisher nur durch kultivierte Exemplare aus den Molukken (vergl. Warburg l. c. 87) bekannt. Mit Bezug auf den von Warburg folgenderweise erwähnten Fundort: „in Java a me

ipso in paludibus montanis provinciae Preanger prope Indragiri collecto" (Warburg l. c. 88) muss ich bemerken, dass vermutlich Herr Professor Warburg sich verschrieben hat, denn „Indragiri" liegt nicht im „Preanger auf Java", sondern Indragiri ist eine Abteilung von der zu Sumatra's Ostküste gehörenden Residenz „Riouw".

Für Java zweifelhafte Art.

Pandanus utilis Bory Voy. II (1804) 3: Warburg Monogr. l. c. 61: *P. spiralis* Oudemans (non R. Br.) in Fl. des Jard. des Pays Bas. V. (1862) 81 cum icone *A, B; Marquartia globosa* Hassk. in Flora (1842) Beibl. II. 14. — Diese in Madagaskar einheimische, in Europa als Zierpflanze für Gewächshäuser bekannte Art fand ich im Leidener Reichsherbar von Java nur durch Specimina aus dem Hortus von Buitenzorg vertreten.

Leiden, 29 October 1909.

Zur Mosaikkrankheit des Tabaks

von

Dr. J. A. LODEWIJKS Jr.
Klaten (Java).

Einleitung.

Von einigen Autoren [1]) ist behauptet worden, die Mosaikkrankheit sei unheilbar. Dennoch findet man dann und wann in der Litteratur Angaben, die auf die Möglichkeit einer Heilung hindeuten.

Hunger (IV 22) z. B. schreibt:

„Het verloop der Mozaiek-ziekte, welke bij verdere ontwikkeling van het aangetaste individu aan reductie onderhevig is, en zelfs geheel en al geëlimineerd kan worden . . . u. s. w."

Damit im Einklang sind die Beobachtungen Hjalmar Jensens' (443), welcher fand, dass (in den Vorstenlanden wenigstens) auf kräftigen Pflanzen man häufig sieht „dass die Mosaikkrankheit der jungen Blätter bei deren Auswachsen überwunden wird und beinahe gänzlich verschwindet". [2]) Eine gleiche Beobachtung hat auch Iwanowski [3]) gemacht.

---

1) Hunger I. 95. Pirazolli Francesca Male della bolla e del mosaico, nach Delacroix 191. Delacroix 165. u. a.

2) Ziemlich eigentümlich schreibt Delacroix (192): „Hjalmar Jensen s'occupe spécialement des indications du traitement de la maladie; mais de la manière dont il parle de celle-ci il ne semble pas qu'il s'occupe de la mosaique vraie car, dit-il, la maladie disparaît peu a peu à mesure que les jeunes feuilles se montrent".

3) Nach Delacroix 165.

Eine Heilung der Krankheit auf experimentellem Wege ist nur von Heintzel versucht worden. Aus seinen Verdunkelungsversuchen geht hervor,[1]) dass wenn die Chlorophyllbildung unterdrückt, beziehungsweise gehemmt wird, sich keine Mosaikkrankheit bildet, beziehungsweise dieselbe zurückgeht.

Seine Folgerungen sind aber bisher noch nicht bestätigt worden; wohl aber haben einige Forscher wie Hunger (V 62 u. f.) Woods (I. 23) u. s. w. beobachtet, dass Beschattung das Auftreten oder die Ausbreitung der Krankheit hemmt. Ersterer sieht darin eine Bestätigung seiner Theorie, welche sagt, dass „unter dem Einflusse stärker äusserer Reize in der lebenden Pflanzenzelle gewisse Stoffwechselprodukte auftreten können, welche für die physiologische Wirkung der Zellsubstanz schädlich sind." (id. III. 416).

„Das Virus der Mosaikkrankheit betrachte ich als ein Toxin" schreibt er weiter, „welches in der Tabakspflanze stets beim Stoffwechsel in den Zellen ausgeschieden wird, aber in normalen Fällen keine Wirkung ausübt, während es sich bei zu stark gesteigertem Stoffwechsel anhäuft und dann Störungen verursacht wie die der mosaikartigen Buntblätterigkeit. Aus der Tatsache, dass das Krankheitsagens durch sog. Diffusionshülsen von Pergamentpapier zu diffundieren vermag, schliesse ich, dass es auch von Zelle zu Zelle übertragbar ist."

„Ferner schreibe ich dem Virus der Mosaikkrankheit eine Eigenschaft zu, für die bis jetzt kein Analogon in der Biologie bekannt ist; doch macht der Verlauf der Krankheit sie wahrscheinlich. Ich nehme an, „dass das Phytotoxin der Mosaikkrankheit, welches primär durch äussere Reize produziert wird, fähig ist, beim Eindringen

1) Nach Hunger IV 18.

in normale Zellen eine physiologische Kontaktwirkung auszuüben mit dem Erfolg, dass sich dort sekundär dasselbe Toxin bildet, mit andern Worten: das Mosaikkrankheits-Toxin besitzt die Eigenschaft physiologisch autokatalytisch zu wirken".

Zu einer gleichen Theorie kommt auch Erwin Baur (I) über die infectiöse Panaschierung (wozu er auch die Mosaikkrankheit rechnet) (II. 12) welche Theorie er später (II. 17) nicht im wesentlichen ändert. Zwar lehnt Hunger (IV. 20) eine Identität der Mosaikkrankheit und der infectiösen Chlorose ab, aber wenn sie eine ähnliche Ursache haben, so ist doch wahrscheinlich, dass sie in derselben Weise zu heilen sind, worauf schon die Versuche Heintzel's [1]) hinweisen.

Darüber grössere Klarheit zu gewinnen wurden 1908 eine Reihe Feldversuche von mir angestellt, welche dieses Jahr auf anderem Boden und unter anderen klimatologischen Verhältnissen teils nachgeprüft, teils erweitert worden sind. Ausser mit Vorstenlanden-Tabak wurde mit Deli- und mit Manilla-Tabak experimentiert, und immer mit gleichem Erfolg.

Versuche.

1. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurden sämtliche Blätter, so weit wie möglich, und die drei sich zuerst entwickelnden neuen Blätter entfernt.

Ergebnis: Alle neuentstehenden Blätter sowie die sich nachträglich entwickelnden Seitensprosse sind ebenso krank als die Pflanze vorher war.

2. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurde der obere Teil des Stengels mit den kranken und einigen gesunden Blättern abgeschnitten.

1) Nach Hunger IV 18.

Ergebnis: Die sich entwickelnden Seitensprosse sind krank wie die Pflanze vorher. Zwar wurde ziemlich häufig beobachtet, dass der untere Seitenspross und dann und wann auch der nächstuntere nicht krank war, aber das sieht man hier oft auch bei den kranken unverletzten Pflanzen.

Beide Versuche bestätigen dass, wie bekannt, schon die ruhenden Knospen infiziert sein können.

3. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurden die kranken Blätter soviel wie möglich entfernt. Dann wurde den Pflanzen eine schwarze Hülle aufgesetzt. Diese Hüllen waren aus dichtem schwarzem Tuch hergestellt, zylindrisch, und mit Bambusringen versehen. Unten wurden sie mittels eines Schiebseiles verschlossen, während sie am oberen, verschlossenen Teile an einem Bambus aufgehängt wurden, wodurch die Stengelspitze nicht mit der Hülle in Berührung kam.

Ergebnis: Als nach etwa einer Woche die Hüllen entfernt wurden, war der verdunkelte Teil völlig etioliert. Die neu entstandenen, gelben Blättchen ergrünten nach einigen Tagen. Auf den älteren dieser waren noch einige kleine weisslich-grüne Fleckchen, die jüngeren dagegen wurden rein grün. Die nachträglich sich entwickelnden Blätter waren aber wieder völlig krank, wenn wenigstens die älteren neuen Blättchen nicht sofort abgeschnitten wurden. In letzterem Falle blieb die Pflanze gesund.

4. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurde der obere Teil des Stengels mit den kranken Blättern von einer schwarzen Hülle bedeckt.

Ergebnis: Wie im vorigen Versuche.

5. Von einigen schwer kranken Pflanzen wurden sämt-

liche Blätter so weit wie möglich entfernt; dann wurde die ganze Pflanze in eine schwarze Hülle gesteckt.

Ergebnis: Als nach etwa einer Woche die Hüllen abgenommen wurden, hatten sich nur einzelne Blättchen entwickelt, welche völlig etioliert waren. Als sie nach einigen Tagen ergrünten, zeigten sich auf allen weisslichgrüne Flecken, sie waren also krank, wie auch alle sich nachträglich entwickelnden Blätter.

6. Einige schwer kranke Pflanzen wurden ganz mit einer schwarzen Hülle bedeckt. Als nach zehn Tagen die Hüllen abgenommen waren, wurden sofort sämtliche Blätter entfernt.

Ergebnis: Alle neu entstehenden Blätter sind mosaikkrank.

Die Anordnung dieser Versuche ist der der Versuche Bauer's (II, 19) annährend gleich. Zwar ist eine Überführung in gedämpftes Tageslicht unterlassen worden, aber Vorversuche brachten ans Licht, dass mit oder ohne eine solche Überführung die gleichen Resultate erzielt wurden.

Dennoch stimmen nur die Ergebnisse des dritten und vierten Versuches mit denjenigen Baur's überein. Zwar findet man beim Tabak keine eigentliche Terminalknospe, so dass alle Übergänge vom erwachsenen Blatte bis zur jüngsten Blattanlage zu gleicher Zeit gefunden werden und folglich Infection und Virusbildung weit weniger periodisch statt haben werden, als bei Pflanzen mit deutlicher Terminalknospe der Fall ist. Wenn die Behauptung Wood's (I, 11) wahr ist, dass: „The conditions which cause the disease are certainly only effective when acting on meristematic or dividing cells", (und niemals habe ich das Krankwerden eines schon etwas ausgewachsenen gesunden Blattes beobachtet) so sind die Ergebnisse des ersten, fünften und sechsten Versuches leicht ver-

ständlich, denn alle neu entwickelten Blätter waren schon infiziert vor dem Anfange des Versuches.

Sie stehen also mit denjenigen Baur's weder in Widerspruch, noch können sie diese bestätigen.

Desto eigentümlicher wird dadurch aber die Übereinstimmung der Ergebnisse des dritten und vierten Versuches mit den Baur'schen Resultaten, denn von den neuen gesunden Blättern waren wenigstens einige vor dem Anfange des Versuches als Anlage schon infiziert.

Im günstigsten Falle wurde aber die Pflanze nur geheilt, indem sie sämtliche kranke Blätter verlor, also auf operativem Wege. Weil aber ohne einen solchen Verlust die Pflanzen sich ganz wiederherstellen können (Hunger IV, 22), war es wünschenswert nachzuforschen, welche Momente diese Wiederherstellung der kranken Blätter bedingen. Die Litteratur giebt keine Antwort auf diese Frage.[1]) Zwar ist bekannt, dass panachierte Pflanzen im Schatten ergrünen können, aber über das Ergrünen panachierter Blätter bestehen nur einzelne Angaben, welche jedoch für unseren Zweck nicht zu gebrauchen sind.[2])

Weil aus den Arbeiten Hunger's (V 62 u. f.) hervor geht, dass Beschattung die Mosaikkrankheit nicht zu heilen vermag, wurde versucht, was mit farbigem Lichte zu erreichen war, wiewohl, wie ich erst nachher gewahr wurde, schon Baur (III) gefunden hatte, dass die Virus-erzeugung in blaugrünem wie in gelbrotem Lichte stattfindet.

Zu diesem Zwecke wurden Hüllen angefertigt, ebenso eingerichtet wie die oben beschriebenen schwarzen, jedoch

---

1) Leider habe ich die Arbeit Heintzel's nicht bekommen können, sodass ich nicht weiss, ob und wie er diese Frage beantwortet hat.

2) Vergl. Timpe, 68.

von dichtem weissem und von durchsichtigem dünnem, rotem und dunkelblauem Tuche (beide letzteren etwa wie Fahnentuch). Das durchfallende Licht war also alles weniger als monochromatisches, was jedoch auf die Versuche keinen schädlichen Einfluss hatte.

7. Einige schwer mosaikkranke Pflanzen wurden in eine weisse Hülle ganz eingesteckt.

Ergebnis: Nach einem Monat waren die Pflanzen krank wie vorher.

8. Einige schwer mosaikkranke Pflanzen wurden in eine rote Hülle ganz eingesteckt.

Ergebnis: Wie im vorigen Versuche.

9. Einige schwer mosaikkranke Pflanzen wurden in eine blaue Hülle ganz eingesteckt.

Ergebnis: Wie im vorigen Versuche.

10. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurden sämtliche Blätter entfernt, dann wurden die Pflanzen mit einer weissen Hülle bedeckt.

Ergebnis: Sämtliche neue Blätter waren schwer mosaikkrank.

11. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurden sämtliche Blätter entfernt, dann wurden die Pflanzen mit einer roten Hülle bedeckt.

Ergebnis: Wie im vorigen Versuche.

12. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurden sämtliche Blätter entfernt, dann wurden die Pflanzen mit einer blauen Hülle bedeckt.

Ergebnis: Wie im vorigen Versuche.

Diese Versuche bestätigen also durchaus die Beobachtung Baur's, dass die Viruserzeugung in beiden Teilen des Spektrums vor sich geht. Auch geht aus ihnen hervor, dass Herabsetzung der Lichtintensität die Krankheit weder hemmt noch heilt. Ganz unerwartet war also das Resultat folgender Versuche:

13. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurde der obere Teil des Stengels mit den kranken Blättern mit einer weissen Hülle bedeckt.

Ergebnis: Nach einem Monat waren die Pflanzen noch krank, vielleicht etwas weniger als vorher.

14. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurde der obere Teil des Stengels mit den kranken Blättern mit einer roten Hülle bedeckt.

Ergebnis: Nach einem Monat waren die kranken Blätter weit weniger krank, die scharfen Konturen der dunkelgrünen Flecken verschwanden nach und nach, indem sie sich allmählich ausbreiteten. Die neuen Blättchen hatten nur vereinzelte weisslich-grüne Flecken, die jüngeren waren rein grün. Die Pflanzen erholten sich aber auch bei längerem Aufenthalt in der Hülle niemals ganz. Dem hellen Tageslichte ausgesetzt, hörte dieser Prozess sofort auf, die sich nachher entwickelnden neuen Blätter waren wieder völlig krank.

15. Von einigen schwer mosaikkranken Pflanzen wurde der obere Teil des Stengels mit den kranken Blättern mit einer blauen Hülle bedeckt.

Ergebnis: Nach etwa fünfzehn Tagen waren alle Blätter, ältere sowie neue rein grün; auch die meisten der nachher sich entwickelnden Seitensprosse. In weitaus den meisten Fällen blieb die geheilte Pflanze im weiteren

Verlauf ihrer Entwickelung nach Entfernung der Hülle gesund. [1])

16. Von der Hälfte der Pflanzen des 14ten Versuches wurde nach einem Monat die rote Hülle abgenommen und statt dieser eine blaue Hülle aufgesetzt.

Ergebnis: Nach 5 Tagen hatten alle diese Pflanzen sich völlig erholt.

Im Anfang war noch einiger Zweifel, ob die blaue Farbe auf chemischem Wege vielleicht die Wiederherstellung herbeiführe, denn der Farbstoff zeigte sich in Wasser löslich, so dass, wenn es regnete, eine concentrierte Farbstofflösung am Stengel hinunter auf die Wurzeln träufelte. Zwar waren später, ob es geregnet hatte oder nicht, die Ergebnisse immer die gleichen, dennoch wurde folgender Versuch angestellt.

17. Es wurde eine concentrierte Farbstofflösung angefertigt. Mit dieser Lösung wurden benetzt:

a. einige Pflanzen wie im neunten Versuche.

b. einige Pflanzen wie im fünfzehnten Versuche.

c. einige unverhüllte Pflanzen.

Zur kontrolle dienten:

d. einige unbenetzte Pflanzen wie im neunten Versuche.

e. einige unbenetzte Pflanzen wie im fünfzehnten Versuche.

Während der ganzen Dauer des Versuches gab es keinen Regen.

Ergebnis: Nach einem halben Monat waren die Pflanzen sub *b* und *e* völlig wiederhergestellt. Die übrigen Pflanzen waren krank wie zuvor.

---

1) Dieser Versuch, sowie der vorige wurde mit 20 Pflanzen angestellt, immer mit dem gleichen Resultat.

Es zeigte sich also, dass die Heilung nicht auf chemischem Wege vor sich ging. Auch Temperaturunterschiede kommen, wie nachgeprüft wurde, für das abweichende Betragen der Pflanzen unter den verschieden gefärbten Hüllen nicht in Betracht und weil alle übrigen äusseren Umstände für die Pflanzen ganz gleich waren, ausser der Farbe des Lichtes, folgt aus obenstehenden Versuchen:

In bläulichem Lichte, und unter Voraussetzung dass die gesunden Blätter ungestört assimilieren können, wird eine völlige Wiederherstellung der mosaikkranken Pflanzen herbeigeführt.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die Mosaikkrankheit wird durch herabgesetzte Lichtintensität weder in ihrer Ausbreitung gehemmt, noch geheilt.

2. Weder Verdunkelung noch farbiges Licht haben eine merkbare Wirkung auf die Mosaikkrankheit, wenn die gesunden Blätter nicht in ungeschwächtem Tageslichte assimilieren können.

3. Unter letzterer Bedingung hat Verdunkelung eine Hemmung, rötliches Licht einen Rückgang, bläuliches Licht eine Heilung der Krankheit zur Folge.

THEORETISCHES.

In der Einleitung wurde vorausgesetzt, dass der Krankheitserzeuger ein Virus sei. Aber bei weitem nicht alle Autoren sind damit einverstanden; in den zusammenfassenden Arbeiten Delacroix's und Hunger's (IV) ist eine Reihe Forscher erwähnt, welche die Mosaikkrankheit als eine Bakterienkrankheit erklärt haben: viele von ihnen haben jedoch niemals eine spezifische Bakterie gefunden, und diejenigen, die Bakterien gesehen haben wollen, sind entweder widerlegt worden (vergl. Hunger IV 14), oder sind später von ihrer Angabe zurückgekommen (Koning 81). Der bakterielle Ursprung der Mosaikkrankheit ist also sehr unwahrscheinlich.

Die anderen Forscher versuchen die Krankheit als von rein physiologischen Ursachen herstammend zu erklären. Hier sind wieder zwei Theorien: die Wood'sche und die von Baur und Hunger, während Beijerinck's Hypothese das Bindeglied zwischen den bacteriellen und den physiologischen Theorien bildet.

Woods (II), und mit ihm Heintzel, meint dass die Krankheit von einem Übermass oder einer Steigerung der Aktivität oxydierender Enzyme hervorgerufen und von diesen verbreitet werde.

Dass tatsächlich in den kranken Blättern mehr oxydierende Enzyme seien als in den gesunden ist aber, wie Hunger (I, 76) gezeigt hat, nicht bewiesen und, wie ich glaube, schwer beweisbar, solange keine quantitative Reaction auf diese Enzyme gefunden worden ist. [1]) Wohl aber ist ihre Wirksamkeit gesteigert, weil die mosaikkranken Blätter weniger reduzierende Stoffe enthalten.

---

1) Vergl. Betting M. Over oxydase en peroxydase in de Tabak. Mededeelingen van het Algemeen-Proefstation op Java. IIde Serie. N°. 27.

Von den Krankheitserscheinungen ist neben der weisslichgrünen Farbe der kranken Blattteile, die gehemmte Zersetzung der Stärke in diesen Teilen am auffälligsten. Die erstere wäre eine Folge der chlorophyllzerstörenden Wirkung dieser Enzyme (Woods I), während die zweite verursacht werden sollte durch eine hemmende Wirkung der oxydierenden Enzyme auf die Diastasetätigkeit (Woods II, 11). Hunger (I, 80) aber hat gezeigt, dass wahrscheinlich die angeblich verzögernde Wirkung der oxydierenden Enzyme dem Gerbstoffgehalte der Lösungen zugeschrieben werden muss. Mir kommt es jedoch vor, dass weder die Versuche Wood's, noch die Erwiderung Hunger's beweisend seien, denn es sollte gezeigt werden, dass die Wirkung der Diastase des Tabaks gehemmt oder aufgehoben wird, und gerade das ist von beiden Forschern unterlassen worden.[1] Die Wirkung der oxydierenden Enzyme der Tabaksblätter auf die Diastase der nämlichen Pflanzenteile mag zwar dieselbe sein wie auf jede andere Diastase; aber dass das nicht vorher zu sagen ist, zeigen die Versuche E. Eisenberg's, aus denen hervor geht, dass wichtige Unterschiede bestehen zwischen Sekretions- und Translokations-diastase, wie z. B. in ihrer Zersetzungsfähigkeit bei Anwesenheit kleiner Säuremengen.

In Bezug auf die infectiöse Wirkung der oxydierenden Enzyme hat Woods keine besonderen Versuche angestellt, denn die mitgeteilten Versuche (II, 16) haben nur Beziehung auf die infectiöse Natur der Krankheit überhaupt. Dagegen lehnen mehrere Autoren die Möglichkeit einer derartigen Fähigkeit der Enzyme entschieden ab (Delacroix 177, Hunger I, 81 u. s. w), während Delacroix (194) sogar schreibt:

„Bien que le résultat de mes expériences ait été néga-

1) Wenn wenigstens die „taka diastase" Woods' nicht identisch ist mit „l'amylase du tabac" wie Delacroix (176) schreibt.

tif au point de vue de l'infection — et elles concordent à ce point de vue avec celles de Sturgis — je n'ai pas la prétention de trancher la question de la possibilité de production de la maladie par une infection artificielle directe, en la niant. Beaucoup d'auteurs ont en effet ..... réussi de l'obtenir. Mais ne peut-on penser également que s'étant placés dans les meilleures conditions pour que la maladie prenne naissance, cette maladie est apparue spontanément; qu'en un mot elle se serait produite sans leur intervention, sans l'apport d'un matériel infectieux sur la plante paraissant encore saine."

Aus Obengesagtem geht hervor, dass weder bewiesen ist, dass in den mosaikkranken Blättern ein Übermass oxydierender Enzyme bestehe, noch dass die Krankheitserscheinungen von diesen Enzymen bedingt werden, noch dass diese Enzyme andere Pflanzen zu infizieren vermögen; dass aber das Gegenteil der beiden ersten Sätze zwar wahrscheinlich, jedoch ebensowenig nachgewiesen worden ist als der dritte. Nur die Möglichkeit einer gesteigerten Wirkung der oxydierenden Enzyme wird nicht angezweifelt; dennoch ist die Woods'sche Theorie eine reine Hypothese, die noch immer entweder bestätigt oder widerlegt werden muss. Weil aber die Bedingungen der Entstehung der oxydierenden Enzyme noch ziemlich unbekannt sind [1]) und trotz der schönen Arbeiten Palladin's (z. B. II) und Anderer über ihre Tätigkeit noch Vieles nachzuforschen übrig bleibt, ist ein Erklärungsversuch meiner Experimente im Hinblick auf die Woods'sche Theorie unmöglich.

Bleibt also die Baur-Hunger'sche Theorie, welche wie Delacroix (189) bemerkt „se rapproche assez de celle de Beijerinck", wider welche jedoch nicht die Einwände

1) Vergl. z. B. Woods II. 18 und Palladin I.

erhoben werden können als wider letztere. Zwar schreibt Delacroix (190): „Je considère cette théorie, toute séduisante qu'elle puisse être, doit rester une hypothèse, tant que l'auteur n'aura pu isoler chimiquement cette toxine et réaliser la maladie en l'inoculant aux tissus vivants du tabac", aber das gilt ja auch für die tierischen Toxine (de Bary-Migula 119) an deren Bestehen jedoch kaum jemand zweifelt. Von der Woods'schen Hypothese unterscheidet sich diese Theorie nur in sofern, dass erstere bestimmte Enzyme als die Krankheitserreger ansieht während letztere von einem noch unbestimmten Virus spricht, dessen Existenz durch Impfversuche wahrscheinlich gemacht worden ist [1]). Über das Betragen dieses Virus bei panachierten Pflanzen spricht Baur (II 19) folgende Vermutung aus: „In den bunten Pflanzen entsteht das Virus, das verursacht, dass alle neu entwickelten Blätter gelbfleckig werden, nur im Lichte, und zwar nur in bunten Blättern. In jeder gelbfleckigen Pflanze ist stets nur eine begrenzte Menge des Virus vorhanden, nur soviel ungefähr, als genügt um etwa 2 bis 3 neu entstehende Blätter bunt zu machen. Diese in der Pflanze vorhandene Virusmenge wird bei der Bildung der neuen Blätter in irgend einer Weise aufgebraucht, so dass alle weiteren neuen Blätter grün gebildet werden, wenn man nur dafür sorgt, dass kein neues Virus produziert werden kann".

Ob bei der Mosaikkrankheit die Verhältnisse gleich sind, folgt aus obigen Versuchen nicht, wohl aber dass der Krankheitsagens in den kranken Blättern gebildet wird. [2]) Jedenfalls geht aus den Versuchen hervor, dass die Heilung

1) Unverständlich ist mir die Folgerung Sorauer's (678): „Wir brauchen also gar nicht die Annahme eines Virus," denn m. E. ist die infectiöse Natur der Mosaikkrankheit und der übertragbaren Panaschierung nicht von einer „abnormen Stoffbewegung" ohne weiteres zu erklären.

2) Versuche 3 u. 4.

der Krankheit nicht dadurch herbeigeführt wird, dass die vorhandene Virusmenge ohne weiteres aufgebraucht würde: die Verhältnisse sind bei der Mosaikkrankheit nicht so einfach.

Wie schon erwähnt, sind die am meisten hervortretenden Krankheitserscheinungen die weisslich-grünen Flecken auf den Blattspreiten und die Speicherung der Stärke in diesen Teilen, während die weiteren Symptome, wie: geringere Menge organischer Säure, reduzierenden Zuckers, Gerbstoffe und coagulierbarer Albumine (Hunger I 73, Loew 11 u. 25) und die anatomischen Veränderungen (Delacroix 166 u. a.) aus diesen ersten zwei Erscheinungen hervorgehen (Loew 25). Welche dieser beiden die primäre und welche die sekundäre wäre, ist nicht sichergestellt. Woods (II. 11) wenigstens schreibt: „That the disease is not primarily of the chloroplasts, as Beijerinck thought, is evident from the fact that in the less pronounced cases the chloroplasts, though fewer in number, are not decreased in size or activity. However, the starch which they make is .... not readily converted into sugar, and hence is translocated with great difficulty. In some pronounced cases the chloroplasts are light colored, or are wholly without color. This condition, however, appears to be a result, rather than the primary cause of the diseased condition of the cells".

Wie er aber sagt, ist die von den Chlorophyllkörnern gebildete Stärke in Bezug auf ihre Zersetzungsfähigkeit anormal und gerade das würde auf eine primäre Erkrankung der Chloroplaste hinweisen.

Wie dem auch sei, aus Obigem geht hervor, dass die Wirkung der Hüllen der des Virus mehr oder weniger entgegengesetzt sein muss, soll die Pflanze sich erholen, und zwar dass für eine totale Wiederherstellung folgende Prozesse wenigstens statt haben müssen:

a. Wiederergrünen der kranken Chloroplaste.

b. Gehemmte Bildung und gesteigerte Zersetzung der unverdaulichen Stärke.

Aus beiden folgt eine Wiederherstellung der normalen regulatorischen Vörgange in den Zellen.

Wie schon erwähnt, ist die Wirkung der Hüllen eine Lichtwirkung, weil die rote und die blaue Hülle ausser in der Farbe, einander völlig gleich sind. Also ist die Frage: wie werden die beiden Prozesse resp. durch Verdunkelung, rotes und blaues Licht beeinflusst?

Bekanntlich wird gewöhnlich im Dunkeln kein Chlorophyll gebildet, jedenfalls nicht beim Tabak, wie aus den Versuchen hervorgeht. Über die Wirkung von verschieden gefärbtem Lichte sagt Pfeffer (318), dass in allen sichtbaren Strahlen des Spektrums das Ergrünen eintritt, dass aber den Strahlen zwischen B—D die maximale Wirkung zukommt, also in rotem Lichte etwas mehr als in blauem.

Die Assimilation sistiert im Dunkeln, jedoch braucht deswegen die Stärkebildung in den Blättern nicht aufgehoben zu sein, denn diese Bildung geht im Dunkeln wie im Lichte vor sich — wenn wenigstens den Stärkebildnern Zucker zugeführt wird. (Lost 127). Unter diesen Umständen wird aber die Lösung der Stärke beschleunigt. In rotem Lichte wird aber weder Assimilation noch Stärkebildung herabgesetzt, wohl aber in blauem Lichte, und zwar wird nicht nur die Assimilation gehemmt, sondern auch, nach Heinricher, die Stärkebildung.

Weil bei den Versuchen das gefärbte Licht gar kein monochromatisches war, wurde nachgeprüft, wie es stand um den Stärkegehalt der Blätter gesunder und kranker Pflanzen, deren oberer Teil mit einer roten, resp. blauen Hülle bedeckt worden war. Schon zwei Tage nach der Bedeckung ergab die Sachs'sche Jodprobe, dass diejenigen Blätter, die in den blauen Hüllen verweilt hatten — wie

zu erwarten — weit weniger stärkereich waren als diejenigen aus den roten Hüllen, wiewohl sie zu gleicher Zeit am Mittag geerntet worden waren. Weiter zeigte sich, dass zwar die mosaikkranken Blätter in blauem Lichte durchaus weniger Stärke enthielten als die in rotem Lichte, dass jedoch in den kranken Partien der Blätter eine grössere Menge war als in den gesunden Teilen und in den gesunden Blättern.

Im Dunkeln findet also keine Chlorophyllbildung statt, während die Assimilation gehemmt, die Lösung der Stärke aber gesteigert wird. Rotes Licht wirkt fördernd auf die Bildung des Chlorophylls, die Stärkebildung und -Zersetsung wird aber davon nicht beeinträchtigt. Blaues Licht endlich wirkt zwar in etwas geringerem Grade als rotes fördernd auf die Chlorophyllbildung, hemmt aber die Bildung der Stärke. Folglich ist die Wirkung der blauen Hüllen der des Virus am meisten entgegengesetzt. Wenn aber ein Unterschied zwischen den Pflanzen in den schwarzen und in den roten Hüllen besteht, wie aus den Versuchen hervorgeht, liegt die Vermutung nahe, dass die Mosaikkrankheit in erster Linie eine Chlorophyllkrankheit ist.

Wie es aber um die weissen Hüllen steht ist nicht genau zu sagen. Zwar hat Lubimenko (II) gezeigt, dass das Optimum für die Chlorophyllbildung unter der Intensität des hellen Tageslichtes liegt, jedoch auch das der Kohlensäureassimilation (Lubimenko I u. a.), aber bei abnehmender wie bei gesteigerter Lichtintensität gehen beide Prozesse zurück. Wahrscheinlich gingen Assimilation und Chlorophyllbildung unter den Versuchsbedingungen etwa eben so stark wie in hellem Tageslichte vor sich, denn der Aspekt der Pflanzen wurde äusserst wenig geändert.

Wie aus den Versuchen aber hervorgeht, genügt die Wirkung der Hüllen nicht ohne weiteres zur Hemmung.

resp. Heilung der Krankheit und aus den in der Einleitung schon erwähnten Tatsachen muss gefolgert werden, dass auch ohne Bedeckung die einzelnen Blätter und sogar die ganze Pflanze sich dann und wann erholen können. Das Hauptmoment der Heilung ist demzufolge nicht bei dieser Wirkung zu suchen, diese beschleunigt nur einen Prozess, der in der kranken Pflanze immer vor sich geht.

Aus den Tatsachen nämlich, dass es Tabakspflanzen giebt, die wider die Mosaikkrankheit immun sind (Hunger I 90 und die schon erwähnten erfolglosen Versuche Delacroix's), dass dann und wann die Pflanzen sich erholen können (Hunger IV 22), dass man häufig sieht, dass die kranken Blätter allmählig ergrünen (Jensen), dass weiter häufig die unteren Achselsprosse der mosaikkranken Pflanzen, wie ich mehrfach beobachtet habe, rein grün sind und endlich aus den Versuchen geht hervor, dass etwas in der Pflanze sich der Wirkung des Virus widersetzt.

Weil aber bei den Versuchen die Wiederherstellung der Pflanze nur vor sich geht unter der Bedingung, dass die gesunden Blätter nicht bedeckt sind, weil ferner auf dem freien Felde die Heilung der Blätter anciennitätsmässig statt hat, folgt, dass dieses Etwas in den gesunden Blättern bei ungehinderter Assimilation gebildet wird, oder dass seine Bildung vom hellen Tageslichte gesteigert wird.

Gewöhnlich bleibt seine Bildung gegen die des Virus weit zurück, denn unter normalen Umständen erholt sich die mosaikkranke Pflanze nur sehr selten ganz. Hemmung und Heilung der Krankheit werden also hervorgerufen, entweder durch herabgesetzte Bildung des Virus, während von dem Anti-virus die normalen Quantitäten entstehen, oder dadurch, dass zwar die Bildung des Virus wie gewöhnlich vor sich geht, die des Anti-Virus aber

gesteigert wird. Das letztere kann der Fall sein bei der spontanen Wiederherstellung, aber nicht bei der versuchsmässigen, denn es wäre unverständlich, warum hier eine Steigerung der Anti-virusbildung statt haben sollte. Der erstere Fall kann aber die künstlich hervorgerufene Heilung in allen Fällen erklären. Dass die ganz eingehüllten Pflanzen sich niemals erholten, muss dem Umstande zugeschrieben werden, dass zwar die Virusbildung herabgesetzt wird, jedoch auch die des Anti-Virus.

Weil aber in allen Fällen die Viruserzeugung herabgesetzt wird, ist es wahrscheinlich, dass in den Versuchen bei den verschiedenen Hüllen ein Umstand der gleiche ist, und zwar ist dieser die herabgesetzte Lichtintensität. Der graduelle Unterschied zwischen der Wirkung dieser Hüllen ist darin zu suchen, dass das blaue Licht durch nahezu ungeschwächte Chlorophyllbildung und herabgesetzte Assimilation sozusagen die Zellen am besten vorbereitet auf die Heilung, während der Unterschied zwischen den schwarzen und den roten Hüllen teilweise wenigstens der kürzeren Versuchsdauer mit den ersteren [1]) zugeschrieben werden muss.

SCHLUSSFOLGERUNG.

Alle Versuche können also erklärt werden unter Voraussetzung, dass die Virusbildung mit der Intensität des Lichtes abnimmt, während in den gesunden Blättern durch die Wirkung des Virus ein Anti-Virus erzeugt wird, das der Wirkung des Virus entgegengesetzt ist. Das wäre also im Einklang mit den Erscheinungen der Immunität und Antitoxinebildung bei den Tieren (de Bary-Migula 123 u.f.)

---

1) Eine längere Dauer der Etiolierung schädigte die Pflanzen, deren Stengelspitze vertrocknete.

Hunger (III-416) meint jedoch, dass das Virus beim normalen Stoffwechsel entsteht, die Ursache der Mosaikkrankheit sei eine durch die äusseren Umstände hervorgerufene anormale Steigerung dieses Prozesses. Daraus würde aber folgen, dass das Anti-Virus ebenso beim normalen Stoffwechsel entsteht und dass auch diese Bildung durch äussere Umstände anormal gesteigert werden könnte, was die dann und wann vorkommende Immunität der Pflanzen erklären kann, und auch die Wiederherstellung der mosaikkranken Pflanzen auf dem freien Felde.

Folglich stelle ich, in Erweiterung der Bauer-Hunger-'schen Theorie die folgende Hypothese:

Normal wird beim Stoffwechsel der Tabakpflanze ein Stoff gebildet der der Wirkung des ebenso normal vorkommenden Virus der Mosaikkrankheit entgegengesetzt is, etwa weil er sich chemisch an diesen bindet.

Beide Bildungen, die des Virus sowie die des Anti-Virus können durch äussere Umstände gesteigert werden. Im ersteren Falle wird die Pflanze mosaikkrank, der letztere äussert sich in einer Immunität wider diese Krankheit. Hemmung, Ruckgang und Heilung gehen vor sich, wenn die Virusbildung aufhört oder herabgesetzt wird, während die Erzeugung des Anti-Virus normal statt hat, oder gesteigert wird.

Juni 1909.

LITERATURVERZEICHNIS.

DE BARIJ-MIGULA, Vorlesungen über Bakterien. Leipzig 1900.

BAUR, ERWIN I. Zur Ätiologie der infectiösen Panaschierung. (Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1904, Bnd 22).

„ „ II. Über die infectiöse Chlorose der Malvaceen. (Sitzungsber. der kön. Preuss. Ak. d. Wiss. 1906, I).

„ „ III. Weitere Mitteilungen über die infectiöse Chlorose der Malvaceen und über einige analoge Erscheinungen bei *Ligustrum* und *Laburnum*. (Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1906, Bnd 24).

DELACROIX, G. Recherches sur quelques maladies du tabac en France. (Ann. de l'instit. national agronomique. 2e série. Tome V. Faccicule 1er, 1906).

EISENBERG, ELFRIEDE Beiträge zur Kenntnis der Enstehungsbedingungen diastatischer Enzyme in höheren Pflanzen. (Flora 1907, Bnd 97).

HEINRICHER, E. Die Samenkeimung und das Licht. (Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1908, Bnd 26).

HUNGER, F. W. T. I. De Mozaiekziekte bij Deli-Tabak. Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin. LXIII, 1903.

HUNGER, F. W. T. II. Physiologische onderzoekingen over Deli-Tabak. Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin. LXVI, 1903.

„ „ III. Neue Theorie zur Ätiologie der Mosaikkrankheit des Tabaks. (Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch. 190 , (Bnd 23).

„ „ IV. Onderzoekingen en beschouwingen over de Mozaikziekte der Tabaksplant. Amsterdam, 1906.

„ „ V. Proeve omtrent schaduw-cultuur. (Mededeelingen uitgaande van het Departement van Landbouw. 1907, N°. 3).

JENSEN, HJALMAR Über die Bekämpfung der Mosaikkrankheit der Tabakpflanze. (Centralblatt für Bakteriologie u. s. w. Abteilung II. 1905, Bnd 15).

JOST, LUDWIG Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena, 1908.

KONING, C. J. Der Tabak. Amsterdam—Leipzig, 1900.

LOEW, OSCAR Physiological studies of Connecticut Leaf Tobacco. (U. S. Department of Agriculture. N°. 65, 1900).

LUBIMENKO, W. I. Über die Veränderungen im Trockengewicht der höheren Pflanzen bei verschiedenen Licht-intensitäten. (Naturwiss. Rundschau. 1908. Jahrg. 23. Ref. aus Comptes rendus. 1907. t. 145, p. 1191—1194).

„ „ II. Beobachtungen über die Chlorophyllbildung in den höheren Pflanzen bei verschiedenen Lichtintensitäten. (Naturwiss. Rundschau. 1908. Jahrg.

23. Ref. aus Comptes rendus. 1907. t. 145, p. 1347—1349).

PALLADIN, W. I. Bildung der verschiedenen Atmungsenzyme in Abhängigkeit von dem Entwicklungsstadium der Pflanzen. (Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1906, Bnd 24).

„ „ II. Die Arbeit der Atmungsenzyme der Pflanzen unter verschiedenen Verhältnissen. (Zeitschrift für physiologische Chemie. 1906, Bnd. 47).

PFEFFER, W. Pflanzenphysiologie I. Leipzig, 1897.

SORAUER, P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. I. Berlin, 1909.

WOODS, A. I. The destruction of Chlorophyll by oxiding enzymes. (Centralblatt für Bacteriologie u. s. w. Abt. 2. Bnd 1899).

„ „ II. Observations on the mosaic disease of tabacco (U. S. departement of Agriculture No. 18 1902).

Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen.

von

J. KUIJPER.

ERSTER ABSCHNITT.

Einleitung.

In den „Annals of Botany", vol. XIX 1905 veröffentlichte Blackman einen Aufsatz unter dem Titel: *Optima and limiting Factors,* in welchem theoretische Ausführungen über physiologische Prozesse im Allgemeinen und über Assimilation im Besonderen gegeben wurden; letztere gründeten sich auf Zahlen, welche einer Arbeit von Fräulein Matthaei entnommen waren. [1])

Bezüglich des Zusammenhanges zwischen der Blackman'schen Arbeit und den in der vorliegenden Abhandlung zu erwähnenden Experimenten erlaube ich mir eine kurze Erörterung über die Blackman'schen Ausführungen zu geben.

An erster Stelle bespricht Blackman die Optima. Bei der Untersuchung über den Einfluss der äusseren Bedingungen auf mehrere physiologischen Prozesse unterschied man drei Hauptpunkte: das Minimum, das Optimum und das Maximum. Blackman weist nach, dass diese Ansicht in gewisser Hinsicht unrichtig ist, indem das Optimum nicht als absoluter Wert zu betrachten sei.

1) G. L. C. Matthaei: Phil. Transact. Royal Soc. vol. 197 B. Seite 47, 1904.

Blackman geht von der Voraussetzung aus, ein physiologischer Prozess finde immer zum Teil seine Ursache, bezw. sei enge verknüpft mit irgend einer chemischen Reaktion in der Pflanze und die hierbei anwendbaren Regeln gälten auch für verschiedene sich im Pflanzenleben abspielenden Prozesse. Bei einer Vergleichung von physiologischen und chemischen Prozessen wären erstere als solche, deren Reaktionsgeschwindigkeit messbar ist, zu betrachten: Blackman nämlich bespricht besonders die physikalisch-chemische Seite dieser Frage.

Nach der sogenannten Regel von Van 't Hoff[1]) nimmt die Reaktionsgeschwindigkeit bei chemischen Prozessen regelmässig ebenviel zu für je 10° Temperatursteigung und zwar gewöhnlich 2 bis 3 mal. Insofern ein physiologischer Prozess mit einem chemischen vergleichbar ist, muss diese Regel zutreffen; und sie trifft wirklich zu, allein nur für Temperaturen von 0°—20° bis 25° C.

Für höhere Temperaturen ist die Intensität eines Prozesses (die Intensität des physiologischen Prozesses wird als Mass benutzt für die Geschwindigkeit der chemischen Reaktion) dadurch zu berechnen, dass man von den bei niedrigen Temperaturen (0°—20°) gefundenen Werten ausgeht und die aus diesen Werten abgeleiteten Faktore verwendet.

Es zeigt sich dass die für Temperaturen höher als 20° experimentell gefundenen Werte niedriger liegen wie die berechneten und zwar ist die Abweichung grösser je nach der Zunahme der Temperatur.

Durch welchen Faktor, fragt sich Blackman, wäre diese Abweichung im allgemeinsten Sinne zu erklären?

Dieser Faktor muss ein Zeitfaktor sein; in physikalisch-chemischen Untersuchungen ist er genügend berücksichtigt

1) J. van 't Hoff. Vorlesungen über theoretische Chemie 2e Aufl. 1901.

worden, nicht jedoch bei physiologischen Ausführungen.

Aus den von Fräulein Matthaei gefundenen Zahlen erweist es sich, dass bei Beobachtung der Assimilation bei höheren Temperaturen, in gleichen, aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten die Quantität der assimilierten CO_2 abnimmt und zwar um so stärker, je höher die Temperatur ist.

Bei der Bestimmung der Reaktionsgeschwindigkeit bei einer bestimmten Temperatur für einen physiologischen Prozess, auf die gewöhnliche Weise, findet man keinen absoluten Wert, sondern einen Wert, der sich ändert in Verhältnis zu der Dauer der Beobachtung; ein absoluter Wert findet sich nur durch Extrapolation aus einer Reihe von für aufeinanderfolgende Zeiten der Beobachtung gefundenen Zahlen; d. h. man findet auf diese Weise die Reaktionsgeschwindigkeit für eine unendlich kurze Zeit der Beobachtung.

Nach Blackman stimmen die durch Extrapolation berechneten Zahlen mit den durch Berücksichtigung der Regel von Van 't Hoff gefundenen.

Man stellt also die Intensität eines physiologischen Prozesses vor als Funktion der Zeit (folglich bei konstanter Temperatur). Hierzu legt man eine Kurve durch eine Anzahl Punkte, deren Ordinaten die Intensität des Prozesses angeben, während die Abscissen die für diese Intensitäten gefundene Zeiten aufweisen.

Man bezeichnet so im Diagramm die Intensität während der ersten, zweiten Stunde, u. s. w.

Der Punkt, welcher die Reaktionsgeschwindigkeit während einer unendlich kurzen Zeit nach dem Auftreten der bei der Beobachtung waltenden Temperatur bezeichnet, hat eine Abscisse $= 0$ und eine Ordinate, welche übereinstimmt mit dem nach der Regel von Van 't Hoff für die Intensität des Prozesses bei dieser Temperatur gefundenen Wert.

Nach Blackman soll die durch diesen Punkt und

durch die experimentell gefundenen Punkte gelegte Kurve eine fliessende sein. [1])

Ich weise sofort darauf hin, dass diese Ansicht beruht auf nur 12 aus der Arbeit von Fräulein Matthaei hervorgegangene Zahlen; von einer derselben sagt Blackman jedoch, dass sie *„clearly out of place"* ist. [2])

Auch die mathematischen Ausführungen sind nicht ganz richtig; die Zahlen von denen Blackman ausgeht, sind die für die Assimilation *in der ersten, zweiten und weiteren* Stunden gefundenen Werte; man darf daraus nicht schliessen auf einen theoretischen Wert für die Zeit 0, einen irrationalen Wert, da in diesem Diagramm die Ordinate die Assimilation *während* der vorangegangenen Stunde angibt.

Die Vorstellung wird schon richtiger, wenn man die in verschiedenen Stunden gefundenen Quantitäten CO_2 als Mass betrachtet für die Atmungsintensität *während* einer Stunde und also diesen Wert mit einer Abscisse von ½, 1½, 2½ u. s. w. einzeichnet.

Diese unrichtige Angabe tut jedoch für meine Experimente nichts zur Sache, weil ich ebensowenig wie Blackman die Extrapolation tatsächlich ausgeführt habe: ich habe nur seine Ansicht verglichen mit dem, was ich für die Atmung fand und dadurch bin ich im Stande gewesen ein nach seiner Methode aus meinen Resultaten zusammengestelltes Diagramm mit dem seinigen zu vergleichen.

Blackman knüpft an diese Erörterung einige Ausführungen über die Ursache dieses Rückganges und führt ihn zurück auf ein Anti-Enzym oder auf die Vernichtung eines Enzyms. [3])

1) Blackman. l. c. Diagram. Seite 284.
2) Blackman. l. c. S. 284. Matthaei. l. c. Tabelle 58, 59, 60.
3) Blackman. l. c. Seite 288.

Direkt vergleichbar hiermit achtet er das Optimum für Enzymwirkungen und die allmähliche Vernichtung des Enzyms bei supra-optimalen Temperaturen. [1])

In dem zweiten Teil seiner Ausführung bespricht er die „limiting factors".

Wenn von *n* Faktoren, welche einen Prozess beeinflussen, *n—1* im Uebermass anwesend sind, wird der n^{te} den Gang des Prozesses bestimmen; wenn er in zu geringem Grade anwesend ist, wird er die andren Faktore in ihrer Wirkung beschränken und in diesem Falle ist er „limiting factor". Es wäre auch möglich dies zu betrachten als eine Anwendung des Gesetzes von Liebig [2]) über physiologische Prozesse. Die Art und Weise, wie man einen dergleichen „limiting factor" festzustellen hat, bespricht Blackman hauptsächlich in einer späteren Abhandlung von der nachher noch die Rede sein wird.

Nach der Veröffentlichung des obenerwähnten Aufsatzes sind zwar noch einige Beobachtungen und Experimente bekannt geworden, doch ist die Literatur sehr beschränkt.

An erster Stelle findet sich eine Publikation von Smith „Application of the theory of limiting factors to growth-measurements". [3])

Smith gibt eingehende Experimente über das Wachstum sehr verschiedener Pflanzenteile, namentlich von *Agave*, *Furcraea* und *Dendrocalamus*. Die Messungen sind in den botanischen Gärten von Ceylon ausgeführt worden; diese Gärten liegen in verschiedener Höhe, wodurch die Temperatur und die Feuchtigkeit der Luft sehr verschieden sind und sich also eine günstige Gelegenheit darbietet die Wirkung der besonderen Faktore nachzuforschen.

---

1) Blackman. l. c. Seite 288.

2) Siehe A. Mayer. Agriculturchemie. I, Seite 323. 5. Auflage.

3) A. M. Smith. Annals of the Royal Bot. Gardens Peradeniya. Vol. III, pt II. Seite 303. 1906.

Der wichtigste Schluss ist der, dass, wenn alle andren Faktore in Uebermass anwesend sind die Temperatur und der Feuchtigkeitsgehalt der Luft täglich abwechselnd beschränkend auftreten: während der Nacht die Temperatur, am Tage hingegen der Feuchtigkeitsgehalt. Smith erwähnt hier auch der von Lock[1]) 1904, also vor der Veröffentlichung des Aufsatzes von Blackman, in derselben Zeitschrift publizierten Zahlen. Dieselben zeigen, dass für *Dendrocalamus* und *Gigantochloa* bisweilen der Feuchtigkeitsgehalt der Luft „limiting factor" ist.

Im Jahre 1907 veröffentlichte Smith einige Zeilen über die Atmung von *Hydrilla verticillata.* [2])

Bei dieser Pflanze steigt die Atmung von 7°—50° nach der Regel von Van 't Hoff: der Koeffizient für 10° Temperaturdifferenz ist 2,2: hieraus ergibt sich offenbar, dass bei dieser Pflanzenart innerhalb der Temperaturgrenze des Lebens kein der Atmung schädlicher Faktor auftritt.

W. Lawrence Balls teilt einige Experimente mit über das Wachstum eines Pilzes.[3]) Er nimmt an dass das Wachstum bei Temperaturen von 15°—30° zunimmt nach der Regel von Van 't Hoff und nachher abnimmt bis auf ein Maximum bei 37,4° C.[4]) Bei älteren Kulturen liegt dieses Maximum niedriger, was auf irgend einen schadlichen Stoff zurückzuführen sein soll, welcher bei höheren Temperaturen in den Hyphen entsteht und dann leichter nach aussen diffundiert als bei niedrigern.

Jener die schadliche Substanz betreffende Schluss mag richtig sein, wenn auch die Zahlen starke Schwankungen

1) R. H. Lock. Annals of the Royal Bot. Gardens Peradeniya. Vol. II, pt II. Seite 211. 1904.

2) A. M. Smith: Proc. of the Cambridge Phil. Soc. Vol XIV. Seite 296. 1907.

3) W. L. Balls: Annals of Botany vol. XXII, Seite 557, 1908.

4) l. c. Seite 569.

aufweisen. Im Allgemeinen glaube ich, dass Pilzhyphen kein passendes und verwendbares Material sind, weil man bezüglich der Vergleichbarkeit der verschiedenen Hyphen ganz im Unklaren ist.

Was den Schluss in Bezug auf die Regel von Van 't Hoff angeht, scheint mir die Methode der Untersuchung zu dergleichen Schlüssen nicht verwendbar. Um Experimente in dem Sinne von Blackman anzustellen, sollte man sie bei konstanten Temperaturen ausführen. Balls brachte eine Pilzkultur z. B. in 40 Minuten von 23° auf 38° C. und mass jedesmal die Länge derselben Hyphe. Ganz zufälligerweise war die Hyphe, in dem Augenblick, in welchem die Temperatur von 30° erreicht war 2 bis 3 mal so lang als bei 20°; jedoch hatte das *Wachstum* nicht 2 bis 3 mal an Geschwindigkeit zugenommen. Das zeigt sich aus der vom Verfasser selber gegebenen Kurve. [1]) Balls hat *nicht* die Wachstumzunahme bei verschiedenen Temperaturen wahrgenommen, was die erste Bedingung für sein Experiment hätte sein sollen.

Die eben erwähnte ist die einzige auf den Blackman'schen Vorstellungen gegründete Arbeit.

Im Jahre 1908 [2]) hat Blackman in einer Rede noch einmal den von ihm eingenommenen Standpunkt erörtert, und einiger Experimente erwähnt, auf welche sich seine Anschauung über „limiting factors" gründet.

Neben den klaren Auseinandersetzungen über die Anwendung der Chemie auf die Pflanzenphysiologie, greift Blackman hier die von der deutschen Schule, namentlich von Pfeffer, ausgearbeitete Reiz-Physiologie an.

Wenn in allen möglichen Fällen von einem Reiz-Prozess gesprochen wird, so ist das entschieden unrichtig und der

---

1) l. c. Seite 571.

2) F. F. Blackman: Nature vol. 78, nr 2031, Seite 556, 1908.

Untersuchung von dergleichen Prozessen nicht günstig. Blackman's Ansichten jedoch sind das jedenfalls wohl und sie zeigen die Richtung, in welche die Untersuchung der Prozesse, auf welchen diese viel umfassende Bezeichnung zu verwenden ist, stattfinden soll. Es wird sich vielleicht zeigen, dass irgend ein nur bloss als Reiz festgestellter Faktor durch Anwendung der Gesetze der theoretischen Chemie *einigermassen* zu analysieren ist und eben das wird zu der Feststellung von dem grösseren Zusammenhang zwischen vielen Erscheinungen führen.

Blackman behandelt nach dieser Einführung insofern es in dieser Hinsicht nötig ist, die Prinzipien der physikalischen Chemie, besonders die bei graphischer Vorstellung von dem Vorgang eines Prozesses zu erwartenden Kurven. Er meint die Katalysatoren spielten eine grosse Rolle in der lebenden Pflanze und eben diese Annahme kommt in Gegensatz zu der herrschenden Reizbetrachtung, wie es deutlich aus der Besprechung der Experimente von Javillier[1]) hervorgeht.

Javillier[2]) wiederholte die Experimente von Raulin über den Einfluss von kleinen Dosen Zinksalzen auf das Wachstum von *Aspergillus*. (Er benutzte die Untergattung *Sterigmatocystis*.) Bei Dosen unter 0,00001% erweist sich das Wachstum in geradem Verhältnis zu der hinzugefügten Quantität; bei höherem Prozentsatze besteht dieser Zusammenhang nicht mehr. Blackman sagt hierüber[3]): „This continued enormous effect of so small a trace of substance is possibly to be regarded as an added catalyst to the normal protoplasmic apparatus. This sort

1) F. F. Blackman. l. c. Seite 561.

2) M. Javillier. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences 9 Dec. 1907.

3) Blackman. l. c. Seite 561.

of effect is currently labelled „chemical stimulation" and has been interpreted as an attempt of the fungus to grow away from an unpleasant environment. To me it looks as if such chemical stimulation were really another example of the injudicious extension of the concept of stimulus and reaction".

Es ist also klar, dass er nicht mehr von Reizwirkung sprechen will, sobald ein Prozess auch nur einigermassen in chemischer Richtung zu erklären ist, und weil es so schwer zu bestimmen ist, was unter Erklärung zu verstehen sei, scheint es mir erwünscht, diese Ansicht nicht weiter durchzuführen.

Wie ich schon bemerkt habe, bespricht Blackman einige bei Katalysatorwirkungen zu erwartenden Kurven. Er bringt die Hydrolyse des Rohrzuckers in Erinnerung; wenn in diesem Falle der Katalysator in Uebermass vorhanden ist, so wird dessen Wirkung durch die Quantität des Zuckers beschränkt werden. Das Resultat wird durch eine logarithmische Kurve [1]) dargestellt werden können und dieser Fall zeigt sich offenbar auch bei meinen nachher zu beschreibenden Experimenten, d. h. der Fall, in welchem von 2 Faktoren, einer in Uebermass vorhanden ist, der andere langsam verschwindet und „limiting" wird, sodass also auch eine logarithmische Kurve den Vorgang der Reaktion wiedergibt.

Der Zweck meiner Untersuchungen ist es gewesen, nachzuspüren ob die Theorie von Blackman auch zutrifft bei normaler Atmung. Blackman [2]) glaubt bei den Blättern von *Prunus Laurocerasus* auch für die Atmung Tatsachen wahrzunehmen, welche seine Theorie bestätigen;

---

1) Blackman. l. c. Seite 559.

2) Blackman. l. c. Seite 285.

diese Ansicht jedoch gründet sich auf einer zu kleinen Anzahl von Angaben, um eine Publication zu rechtfertigen, indem eben dieser Prozess nach seinen eignen Worten durch die widerstreitigen Tatsachen in Bezug auf die Anwesenheit und die Stelle eines Optimums zur Vergleichung veranlasst.

Ich habe an erster Stelle die folgenden Fragen zu beantworten versucht:

1°. In wiefern gilt für den Atmungsprozess die Regel von Van 't Hoff?

2°. Gibt es ein Optimum bezüglich der Temperatur und wenn ja: ist es verstellbar durch Veränderung der Beobachtungsdauer?

ZWEITER ABSCHNITT.

Die Methode der Untersuchung, der Apparat und das Material.

Bei der Beobachtung der Atmung habe ich die abgeschiedene Quantität CO_2 als Massstab gewählt. Der Prozess ist so kompliziert, dass es mir erwünscht schien, einen ganz einfachen Massstab zur Beurteilung zu nehmen. Was den ganzen Prozess betrifft bringt eine solche einseitige Beurteilung Fehler mit sich aber dagegen hat sie den grossen Vorteil, dass die erzielten Resultate durch Vergleichung ein ziemlich deutliches Bild geben, was nicht der Fall ist, wenn man z. B. den Untersuchungen das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ zu Grunde legt, wie mehrere Autoren u. a. Godlewski, Bonnier & Mangin, Purievitch es machten; die Veränderung dieses Quotienten schliesst die Veränderung von zwei Grössen in sich. Ich habe die Quantität der CO_2 gemessen und nicht den aufgenommenen Sauerstoff, weil die Methoden zur CO_2-Bestimmung mir für Reihen von Experimenten grössere Freiheit gewährten mit Hinsicht auf die Menge des zu verwendenden Materials und auf die Dauer der Experimente.

Die Beobachtungen wurden vorgenommen nach der Methode Pettenkofer—Pfeffer[1]) mit den geringen von Detmer und Clausen darin vorgenommenen Abänderungen; eine Beschreibung der Methode und des Apparats befindet sich in Detmer: Das pflanzenphysiologische Practicum; man führt einen CO_2-freien Luftstrom über das

1) W. Pfeffer. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen Bd. I, Seite 636—645; 1885.

Atmungsmaterial und bindet die gebildete CO_2 in eine Barytlösung von bekanntem Titer. Diese Methode hatte den Vorzug dass sie die fast unbeschränkte Fortsetzung der Experimente ermöglichte und weil sie die Menge Material ziemlich umfangreich zu nehmen gestattete, so wurde selbstverständlich die Genauigkeit gesteigert; diese Vorteile fielen teilweise fort bei der Benutzung der Methode mit einem konstanten Luftvolumen.

Die Luft wurde CO_2-frei gemacht indem man sie durch eine mit Kalilauge gefüllte Waschflasche und nachher durch ein U-Rohr mit in Kalilauge gesättigtem Bimsstein führt; weitere Reinigung fand statt durch Waschflaschen mit Schwefelsäure, $Ag\,NO_3$ und $KMn\,O_4$. Diese Reinigung war nötig, weil die durchgesogene Luft, die gewöhnliche Laboratoriumsluft, dem Pflanzenorganismus schädliche Bestandteile enthalten kann. [1])

Bevor die Luft in das Atmungsgefäss eintritt, streift sie durch eine mit Barytwasser gefüllte Kontrolleröhre. Dazu verwandte ich ein U-Rohr, an welches unten eine kleinere Röhre befestigt war, welche mittels einer Kautschukröhre mit einem Quetschhahn abgeschlossen wird. Wenn man diese untertaucht in einen mit Barytwasser gefüllten Behälter und den Hahn öffnet, saugt der Apparat das Barytwasser auf ohne dass es mit der Luft in Berührung kommt und ohne das Luft hinzutritt, was immer eine leichte Trübung des Wassers verursachen würde. Ab und zu führte ich diese Kontrolle aus.

Der Luftstrom geht darauf durch ein Schlangenrohr in das Atmungsgefäss. Dieses Gefäss und die Spirale stehen beide in einem Wasserbehälter von ungefähr 16 Liter Inhalt, der als Thermostat dient. Ich habe das Gefäss

---

1) O. Richter. Berichte d. deutschen bot. Gesellsch. Bd. XXI, Seite 180; 1903.

und die Spirale beide aus Metall anfertigen lassen; dieser Teil des Apparats weicht am meisten von dem von Detmer beschriebenen Apparat ab.

Das Schlangenrohr ist aus Blei gemacht worden, was darum vorzuziehen ist, weil es dadurch weniger zerbrechlich ist und besser die Wärme leitet. Der Luftstrom kommt weiter statt von unten von oben in das Fass; auch in dieser Hinsicht weicht mein Apparat von dem Detmer'schen ab. Ich machte es so mit Rücksicht auf die Schwere der produzierten CO_2; durch Hinwegführung an der unteren Seite wird noch grössere Sicherheit erzielt.

Das Gefäss selbst besteht aus einem Kupferzylinder von 10 c.m. Durchmesser zu 16 c.m. Höhe. Es hat einen breiten Rand, auf dem der Deckel abgedreht ist. Im Rande befinden sich 8 Schrauben, die durch in den Deckel angebrachte Löcher gehen; 8 Muttern ermöglichen es den Apparat in kurzer Zeit vollkommen hermetisch zu schliessen; grösserer Sicherheit halber wird ein Gummiring zwischen Rand und Deckel verwandt. Die Luft tritt von oben ein in der Mitte des Deckels; dieser Oeffnung gegenüber befindet sich ein halbes c.m. davon entfernt eine Platte von 5 c.m. Durchmesser, durch welche die Luft gezwungen wird sich auszubreiten. Die Abfuhrröhre liegt beinahe direkt auf dem Boden und hat ihre Oeffnung an der Unterseite. Hierüber befindet sich ebenso wie bei der Eintrittöffnung eine Platte, welche zugleich die Spindel des Hauptteils des Apparats trägt, auf der das Material liegt. Sie besteht aus einer Anzahl Aluminiumplatten, welche um diese Spindel passen und in welche 44 Löcher von ½ c.m. Durchmesser gebohrt sind. Die Platten können auf verschiedene Distanzen von einander um die Spindel gestellt werden mittels Ringe von denen einer oder mehrere zwischen sie angebracht werden.

Diese Vorrichtung hat den Vorteil dass die Versuchs-

objecte frei von einander liegen können und dass die Luft frei zirkulieren kann. Das Aluminium ist gewählt worden um schädlichen Einflüssen vorzubeugen.

Die Geschwindigkeit, mit welcher die Luft durch das Gefäss strömt, ist so gering, dass genügende Gewissheit vorhanden ist, dass alle CO_2 durch Diffusion in den Luftstrom aufgenommen wird und dass nicht nur ein bestimmter Luftzylinder zwischen Deckel und Boden hinweggesogen wird.

Da aus mehreren Experimenten hervorging wie wichtig grosse Feuchtigkeit der Luft in dem Gefässe sei, habe ich stets die Wand mit feuchtem Fliespapier bekleidet und ausserdem noch 2 kleine Wasserbehälter in das Gefäss gestellt.

Es war nun jedoch nötig die mitgeführte Quantität Wasser, welche besonders bei höheren Temperaturen ziemlich bedeutend sein kann, aufzufangen, weil sich sonst das Volumen des Barytwassers veränderte. Dazu brachte ich vor das Rohr mit Barytlösung eine kleine Röhre mit $CaCl_2$ an, deren Inhalt zu wiederholten Malen erneuert werden musste.

Ferner war die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der Luftstrom durch Mitführung von Wasserdampf aus den Baryröhren das sich darin befindliche Volumen bemerkbar verändern konnte; desshalb habe ich auch hinter die Röhre mit Barytlösung einige Male ein Rohr mit $CaCl_2$ angebracht; die Gewichtszunahme, welche dem mitgeführten Wasser entsprechen sollte, war jedoch so minimal, dass dieser Faktor getrost unberücksichtigt bleiben konnte.

Das Barytwasser befindet sich in Petterkofer'schen Röhren; ich änderte dieses Modell dadurch ab, dass ich in der Biegung der Röhre, nahe an der Stelle wo die Luft eintritt, eine mit einem Hahn versehene Glasröhre

daran befestigte, wodurch das Ausschenken der Röhre leichter und die Gelegenheit zur Aufnahme von CO_2 aus der Luft geringer wird. Nachher fand ich dass schon Rischavi[1]) diese Verbesserung vorgeschlagen hatte, dass sie jedoch keine Anwendung gefunden hatte.

Durch 2 T-Röhren, in deren Querstücken sich Hähne befinden, ist es möglich 2 Barytröhren zugleich einzuschalten; auf diese Weise kann die Verwechslung der Röhren ohne Unterbrechung des Luftstroms, einfach durch Oeffnen und Schliessen der Hähne stattfinden.

Hinter den Barytröhren befindet sich wieder ein U-Rohr von dem vorher beschriebenen Modell, zur Kontrolle ob alle CO_2 aufgenommen worden ist.

An dieser Stelle schliesst der Apparat sich dem Aspirator an, welcher den Luftstrom erzeugt. Ich benutzte hierzu einen Gasbehälter von 22 L. Inhalt. Er ist ganz mit Wasser gefüllt, das durch eine sich am Boden befindliche Röhre abströmen kann. In dieser Abfuhrröhre befindet sich ein Hahn, welchen ich durch eine Glasstange verlängerte, sodass sie leicht zu verstellen ist. Der Luftstrom kann auf diese Weise während einiger Stunden ziemlich konstant erhalten werden bei einer Geschwindigkeit von 3 Liter in der Stunde, wegen des geringen Rückgangs der Wasserhöhe.

Dessenungeachtet füllte ich je nach einer Stunde den Wasservorrat an, weil es sonst nach einigen Stunden hätte geschehen müssen und dann wegen der längeren Dauer die nachfolgende Bestimmung mit der vorigen nicht vergleichbar gewesen wäre.

Selbstverständlich muss ab und zu kontrolliert werden ob der Apparat hermetisch schliesst.

---

1) L. Rischavi. Landwirtsch. Versuchsstationen, Bd. XIX, Seite 325. 1876.

Das Barytwasser wurde nach der Angabe von Detmer hergestellt, nämlich 21 Gr. $Ba(OH)_2$ und 3 Gr. $BaCl_2$ auf 1 Liter Wasser. Es wurde dafür gesorgt dass das Barytwasser in der Flasche, in welcher es aufbewahrt wurde, von der Luft abgeschlossen wurde durch KOH; die Bürette war auf dieselbe Weise abgeschlossen. Für jedes Experiment wurden 80 cm^3 benutzt, von denen zweimal 20 cm^3 titriert wurden.

Die Titration fand statt mit HCl von ungefähr $^1/_{20}$ normal, sodass jedes cm^3 übereinstimmte mit 1 mg CO_2. Ich machte immer eine Quantität Salzsäure von ungefähr 6 L um lange mit derselben Lösung arbeiten zu können. Die Salzsäure wurde gestellt auf eine Kalilauge-Lösung, welche wieder gestellt wurde mittelst einer Bernsteinlösung von $^1/_{20}$ Normalität. Ich kontrollierte die HCl-lösung täglich mit der Laugelösung. Als Indikator gebrauchte ich Phenolphthalein, was bei Benutzung einer starken Basis wohl gestattet ist, ausserdem ist die Verfärbung so stark wahrnehmbar, dass dieser praktische Vorteil wohl den Ausschlag geben kann. Auch Winkler[1]) gibt diesen Indicator an für die Titration mit Oxalsäure. Die Ergebnisse der beiden Titrationen zeigten auch immer eine sehr grosse Uebereinstimmung.

Durch Nebenversuche habe ich den Fehler herausgefunden, welcher dieser Methode als solche anhaftet. Ich fand bei Experimente zu sehr verschiedenen Zeiten: 0,4, 0,5, 1,0, 0,6, 0,8, 0,4, 0,6 mgr., habe jedoch nicht bei allen Ergebnissen einen ständigen Fehler berücksichtigt, weil die den individuellen Eigentümlichkeiten des Materials entsprechenden Fehler viel grösser sind, so wie die Zahlen

1) C. Winkler. Practische Uebungen in der Massanalyse. 3e Aufl. Leipzig 1902.

für dieselbe Temperatur bei womöglich gleich behandeltem Material zeigen.

Einer der Hauptpunkte worauf ich bei meinen Versuchen achtete ist das auf die erwünschte Temperatur Bringen des Materials.

Wie schon früher erwähnt ist, benutzte ich als Thermostat einen Zinkbehälter von 16 L. Inhalt. Durch den Deckel ging eine Rührvorrichtung, welche durch einen Wassermotor getrieben wurde. Die Temperatur wurde aufgenommen mittelst eines Thermometers mit einer Skala zu je 0,1° C. Die Erwärmung fand statt durch einen Gaskocher, der das Wasser in etwa 40 Minuten von der Zimmertemperatur auf 50° zu bringen vermochte.

Wenn die gewünschte Temperatur eingetreten war, so diente zur weiteren Erwärmung ein Microbrenner mit einem Reichert'schen Thermoregulator.

Die Temperatur in dem Atmungsgefäss wurde ermittelt durch ein Anschütz-Thermometer, welches durch den Deckel ging, so dass die Quecksilbersäule sich in dem eintretenden Luftstrom befand. Dieses Thermometer wies 0,2° C. auf. Durch diese Vorrichtung war es mir möglich die Temperatur auf 0,1° konstant zu erhalten, wozu ich fortwährend auf den Apparat achthaben musste; als normal bei längeren Experimenten, wo dies nicht immer möglich war, kann ich ein Konstant-sein auf 0,2° verzeichnen.

Die ideale Methode zur Beobachtung der Temperatur der Objekte ist die thermo-elektrische; bei der Einrichtung des hiesigen botanischen Instituts war es jedoch sehr schwierig diese Methode zur Anwendung zu bringen; desshalb habe ich damit fürliebgenommen einige Male im physikalischen Institute unter ganz gleichen Bedingungen den Verlauf der Temperatur zu kontrollieren. Ich bediente mich dazu einer Stahl-Constantan thermo-

elektrischen Nadel. Eine Lötung befand sich in dem am meisten atmenden Teil der Keimpflanze, die andere in dem Wasser des Thermostats, in einer mit Paraffinöl gefüllten Röhre. [1])

Das sich in dem Gefäss befindliche Thermometer gibt selbstverständlich bei etwas höheren Temperaturen eine etwas niedrigre Angabe als das andere, weil der eintretende Luftstrom es berührt und dieser etwas unter der Temperatur des Wassers bleibt; auch die Objekte bleiben ein wenig zurück und besonders während der Erwärmung sind diese Temperatur-Unterschiede verhältnismässig gross. Von dem Augenblick an, wo der Microbrenner das Wasser auf konstanter Temperatur erhält, wird dieser Unterschied kleiner bis endlich die Temperatur konstant wird. Ich kontrollierte darauf ob das innere Thermometer als Mass für die Temperatur der Objekte benutzt werden konnte: es zeigte sich, dass in Bezug auf die höchste Temperatur, das Thermometer dieselbe nach 10 oder 12 Minuten genau verzeichnete; wenn ich also ein Experiment anstellte bei diesen höheren Temperaturen, fing ich erst nachdem das Thermometer wenigstens 10 oder 12 Minuten konstant geblieben war an CO_2 aufzufangen.

Bei der später folgenden Besprechung der Experimente wird es sich zeigen, dass auch die Praxis noch ein sehr passendes Mittel angibt um den geeigneten Augenblick zum Anfang der Versuche zu bestimmen; dann wird es sich auch erweisen, dass dazu gewöhnlich ein etwas späterer Augenblick zu wählen ist.

Die niedrigen Temperaturen erzielte ich dadurch, dass ich zuerst das Wasserbad mit Eis auf den gewünschten

1) Herr Prof. Dr. W. H. Julius hatte die Liebenswürdigkeit mir zu gestatten diese Messungen in seinem Institute vorzunehmen; dafür bringe ich ihm hier meinen verbindlichsten Dank.

Grad abkühlte; nachher erhielt ich das Wasser auf konstanter Temperatur dadurch dass ich es mehr oder weniger schnell von Eiswasser durchströmen liess. Für 5° war das ziemlich schwierig, mit einiger Mühe jedoch war auch hier die Fehlergrenze 0,2° erreichbar.

Ich habe Versuche angestellt mit *Pisum sativum*, *Triticum vulgare*, *Lupinus luteus* und *Crepis biennis*. Mit Ausnahme von *Crepis biennis*, von welcher Pflanzenart Blütenköpfchen benutzt wurden, nahm ich Keimpflanzen von den genannten Arten, weil dadurch Nahrungsmangel ausgeschaltet wurde. Ich liess die Samen keimen indem ich sie zuerst einen Tag über im Wasser liess, sie nachher zwei oder mehr Tage mit feuchten Sägespänen ganz bedeckte, was eine Keimung bei genügender Feuchtigkeit gestattete. Während dieser Keimungszeit standen sie im Versuchsgewächshaus im Dunkeln, indem die Temperatur zwischen 19° und 23° schwankte. Sogar auf diese Weise und mit dieser Vorsorge war das Resultat nach gleicher Keimungsdauer noch sehr verschieden; ich wählte aus der grossen Zahl von Keimpflanzen die möglichst gleich entwickelten in genügender Menge. Auch habe ich immer mit derselben Anzahl meine Versuche angestellt, insofern von *Pisum* und *Lupinus* die Rede ist; die Anzahl schien mir ein ebenso gutes Mass als das Gewicht, weil eine ziemlich grosse Menge von Individuen eine Durchschnitts-Atmung zeigen wird und weil man bei der Gewichts-Methode auf den Wassergehalt und auf das Wasser, welches bei der Reinigung den Pflanzen anhaftet, Rücksicht zu nehmen hat. Man kann zwar versuchen das Wasser mit Filtrirpapier zu beseitigen, allein es ist zeitraubend und ausserdem ist die Gefahr für Beschädigung ziemlich gross.

Um jedoch zu untersuchen ob das Gewicht mehr Einfluss hat als die Anzahl, habe ich nach jedem Versuch

das Gewicht bestimmt, weil dann eine der erwähnten schädlichen Bedingungen, die der Beschädigung, nicht mehr zu befürchten war. Die bezüglichen Zahlen sind in die Tabellen am Ende dieser Ausführungen aufgenommen worden und weisen nach, dass die Abhängigkeit der Atmung von dem Gewicht der Versuchsobjekte nicht überwiegend ist. Berechnet man die Menge der ausgeatmeten Kohlensäure für ein konstantes Gewicht und vergleicht man die auf diese Weise erzielten Zahlen bei einer bestimmten Temperatur, so ergibt es sich, dass die höchsten und die niedrigsten Zahlen prozentisch ebenso viel von der Durchschnitts-Menge abweichen als es der Fall ist bei den Zahlen, welche für eine konstante Anzahl gefunden wurden.

Von *Triticum* benutzte ich ein konstantes Gewicht, weil dabei das Zählen zu viel Zeit in Anspruch genommen haben würde.

Die gekeimten Samen wurden von dem Sägemehl befreit indem ich sie einigemal auf einem mit verhältnismässig grossen Löchern versehenen Siebe schüttelte; das Sieb befand sich in einem Wasserbehälter sodass die Sägespäne sich lösen und auf den Boden des Behälters hinabsinken konnten.

Die meisten Experimente habe ich angestellt mit *Pisum* und bei dieser Pflanzenart trat eine grosse Schwierigkeit auf, indem es deutlich wurde dass das Material sich mit der Zeit änderte, d. h. dass die Ergebnisse verschieden waren je nach der Zeit während welcher die Erbsen aufbewahrt worden waren. Diesem Uebel war nicht abzuhelfen weil jeder Versuch durchschnittlich sechs Stunden dauerte und also einen Tag in Anspruch nahm, wodurch es unmöglich wurde in kurzer Zeit die Arbeit zu vollenden. Die ersten Experimente fanden statt im November 1908, die letzten im September 1909, in welchem Zeitraum die Geschwindigkeit und die Intensität der Atmung sich änderte und

zwar im Allgemeinen zunahm. Auch die andren Samen änderten sich, wie ich glaube, aber bei diesen war es weniger wahrnehmbar, weil ich kürzere Zeit damit arbeitete.

Mit den Blütenköpfchen von *Crepis* stellte ich nur wenige Versuche an, sodass ich es nicht wage hierüber eine bestimmte Meinung auszusprechen.

Die Anzahl der Faktore, welche die absolute Menge der ausgeatmeten CO_2 so verschieden machte, ist sehr gross; die meisten sind nur schwer konstant zu halten oder kaum mit genügender Genauigkeit zu bestimmen. Es sind hauptsächlich die während der Keimung auftretenden Einflüsse, besonders die Feuchtigkeit der Sägespäne. Dieselbe lässt sich schwer regulieren; freilich habe ich versucht die Keimschüsseln womöglich gleich zu behandeln, es ist jedoch fast unmöglich die Unterschiede ganz zu beseitigen. Auch die Temperatur während der Keimung verursacht Schwierigkeiten. Ich habe versucht die Keimung vor sich gehen zu lassen in einem Raum mit konstanter Temperatur, welcher mit Gas geheizt wurde. Die Verbrennungsprodukte konnten nicht vollständig abgeführt werden und demzufolge zeigten die Pflanzen allerhand abnormale Erscheinungen. Es ist freilich bekannt, dass Keimpflanzen für dergleichen Einflüsse sehr empfindlich sind. [1])

Ich benutzte desshalb das Versuchsgewächshaus des botanischen Gartens in Utrecht, wo die Temperatur tagsüber schwankte zwischen 19 und 23 Grad, meistens jedoch nur zwischen 20 und 22 Grad. Ein einziger sonniger Tag oder ein Frosttag hatte jedoch sogleich einen bedeutenden Einfluss. So war grossen Schwankungen fast nicht vorzubeugen; weil ich jedoch hauptsächlich den Vorgang der Atmung während aufeinanderfolgender Stunden beobachtete, war der

---

1) O. Richter. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft Bd. XXI, Seite 180; 1903.

Unterschied zwischen einzelnen Portionen Erbsen nicht zu gross; schlimmer jedoch wurde es, wenn ich die Beobachtungen von mehreren Tagen zu vergleichen wünschte. Ich habe zwar die Mittelwerte der Beobachtungen benutzt, allein nach dem Vorhergesagten wird es deutlich sein, dass diesen Zahlen nicht allzu grosser Wert beizumessen ist; die Vergleichbarkeit der Zahlen von den einzelnen Versuchen hingegen ist viel grösser, weil ich es zu behaupten wage, dass bei der Einrichting meiner Experimente eine ziemlich hoher Grad von Genauigkeit erreicht ist.

Zum Schluss einige Worte über die Dauer der Versuche. Die mittlere Dauer von 6 Stunden ist ziemlich willkürlich gewählt, oder, besser gesagt, sie war aus mehreren Ursachen die Grenze, welche als Regel zu erreichen war. Im Durchschnitt brauchte ich 1½ Stunden um das Material aus zu suchen und zu waschen und um den Apparat in Wirkung zu setzen und auf die erwünschte Temperatur zu bringen, so dass jeder einzelne Versuch ungefähr 8 Stunden dauerte. Weil es notwendig war viele Versuche zu machen und sie möglichst schnell auf einander folgen zu lassen, war es mir, auch aus physischen Gründen, unmöglich die einzelnen Versuche länger dauern zu lassen.

DRITTER ABSCHNITT.

Literatur-Uebersicht.

Die Literatur über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung ist sehr beschränkt.

Zwar gibt es eine Anzahl ältere Abhandlungen, allein sie sind grösstenteils sehr unvollständig und die Genauigkeit lässt zu wünschen übrig. Es ist bemerkenswert, dass ein so fundamentaler Prozess in der Pflanzenphysiologie, über welchen eine Menge kleine, von der Hauptsache ablenkende Untersuchungen ausgeführt worden sind, so wenig eingehend studiert ist.

Die in den meisten Handbüchern aufgenommene Ansicht, dass für die Atmung das Optimum und das Maximum zusammentreffen, gründet sich auf eine einzige Abhandlung, die von Kreusler, welche doch wirklich genügende Veranlassung zur Kritik gibt.

Die älteren Publikationen unterliegen fast alle demselben Uebel, d. h. dass nie systematisch eine Reihe vom Temperaturen untersucht worden sind; dass die Temperatur starke Schwankungen aufweist; dass die Experimente mit einer geringen Anzahl Objekte angestellt wurden und dass endlich, um dessenungeachtet doch eine grosse Abgabe von CO_2 zu erzielen sie so lange fortgesetzt wurden, dass die Bacterienentwicklung bedeutend war.

Böhm [1]) gibt sehr unbestimmte Anweisungen, dass die abgegebene Quantität CO_2 steigt in Verhältnis zu der

1) J. Böhm. Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wisschaften in Wien, Bd. 67, 1873.

Höhe der Beobachtungstemperatur; an erster Stelle zitiere ich diesen Untersucher zur Illustration des eben Gesagten, weil er sich über Gährung beklagt. Er lässt nämlich lebende Blätter oft 2 Tage in einem abgeschlossenen und sehr beschränkten Volumen Luft, sodass zweifellos intramoleculare Atmung auftreten muss; ein andrer Teil der Abhandlung befasst sich mit der CO_2-Ausscheidung in einer Wasserstoff-Atmosphäre. Ich erwähne hier zuerst dieser Abhandlung, weil die Böhm'sche Arbeit die erste ist von einer Reihe von Abhandlungen; er eröffnet eine neue Periode von Untersuchungen auf diesem Gebiete, nach einer Ruheperiode in der ganzen Botanik. Die älteren Abhandlungen haben nur festgestellt, dass eine höhere Temperatur die Atmung steigert; in der neuen Periode gilt als Aufgabe den Zusammenhang zwischen beiden festzustellen. Die Hauptfrage in manchen Publikationen ist demzufolge: nimmt die Atmung zu in Verhältnis zu der Temperatur oder ist die Zunahme grösser als die Temperatursteigerung?

Déhérain und Moissan[1]) sind der ersteren Ansicht, sie arbeiten mit Blättern von *Nicotiana* und andren Pflanzen und fassen ihr Resultat zusammen in diesen Worten:

„Les expériences indiquent clairement, que la quantité de CO_2 émise augmente régulièrement avec l'élévation de température." Es ist nicht ganz deutlich was sie mit dem Wort „*régulièrement*" sagen wollen; es kommt mir vor, dass sie darunter verstehen, dass eine direkte Proportionalität besteht zwischen der Quantität CO_2 und der Temperatur und das ist nur der Fall für die mittleren, nicht für die extremen Temperaturen.

---

1) P. Déhérain et H. Moissan. Annales des Sciences naturelles, 5e série, t. 19, pag. 321, 1874.

Aus den Zahlen lässt sich nicht viel schliessen, weil die Temperaturintervalle sehr unregelmässig gewählt sind. Ein grosser Fehler der Versuche ist die lange Dauer; es sind einige darunter von 160 Stunden mit abgeschnittenen Blättern.

Wolkoff und Mayer[1]) kommen im selben Jahre 1874 zu einem ganz verschiedenen Resultat; ihre Zahlen weisen zwar dieselben Verhältnisse auf, ihre Schlüsse sind jedoch richtiger. Sie stellen eine Steigung fest bis ungefähr 34° und nachher eine weniger starke Steigung, sogar ein Konstant-bleiben.

Ihre Methode ist richtiger und ist der zuerst erwähnten vorzuziehen, allein die geringe Anzahl der Objekte, bisweilen nur 4, die lange Dauer der einzelnen Versuche und die Beschädigung der Objekte verringern den Wert der Resultate.

Pedersen[2]) kommt zu ähnlichen Resultaten wie die vorher erwähnten Untersucher; es ist mir nicht gelungen seine Ausführungen zu Gesicht zu bekommen und desshalb kann ich von der Zuverlässigkeit der von ihm erzielten Zahlen nichts sagen.

Mayer[3]) setzt später seine in Zusammenwirkung mit Wolkoff angefangenen Untersuchungen fort und stellt fest, dass das Optimum nahe an 35° liegt, eine ähnliche Ansicht als die, welche er schon in seiner gemeinsamen Arbeit mit Wolkoff ausgesprochen hat. Er weist besonders darauf hin, dass die Atmung noch zunimmt, wenn das Längenwachstum bereits optimal ist.

---

1) A. v. Wolkoff und A. Mayer. Landwirtsch. Jahrbücher. Bd. 3. Seite 481, 1874.

2) Pedersen. Mittheilungen aus dem Carlsbader Laboratorium. Bd. I, 1878 (angeführt in Detmer: Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen. 1880).

3) A. Mayer. Landwirtsch. Versuchsstationen. Bd. 19. 1876.

Das Verhältnis zwischen Wachstum und Atmung ist ohnehin eine Sache, von der in den Ausführungen der meisten Untersucher die Rede ist und welche oft der regelmässigen Untersuchung von beiden schadet.

Auch Borodin[1]) kommt zu der Ueberzeugung dass es ein Optimum gebe. Aus dem mir zur Verfügung stehenden Referat über seine Abhandlung lässt sich auf die von ihm angewandte Methode nicht viel schliessen; dieselbe scheint eine richtige, denn er hat sowohl nach der Baryt-Methode als auch mit dem Apparat von Wolkoff und Mayer gearbeitet; die lange Dauer der Experimente und die Tatsache, dass er mit abgeschnittenen Blättern arbeitete, stimmen aber zur Vorsicht. Es kommt mir so vor, alsob Borodin am systematischten untersucht hat; bemerkenswert ist besonders, dass er feststellt, dass 38° die höchste Intensität aufweist, wenn man während kurzer Zeit beobachtet, dass jedoch bei längeren Beobachtungen diese Temperatur einen Rückgang zeigt. Seine Ausführung weist auf einen bedeutenden Fortschritt hin, da während der lange andauernden Experimente der Vorgang einigermassen kontrolliert wurde und da Borodin sich hauptsächlich mit der Atmung und deren Beeinflussung durch die Temperatur beschäftigt.

Noch ein andrer Russe hat sich in jener Zeit mit demselben Gegenstand beschäftigt: Rischavi[2]) wirkt nur nach der Methode des konstanten Luftstroms und beobachtet eine regelmässige Reihe von Temperaturen. Er

1) J. Borodin. Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. Bd. VII, 1876. Referirt in Just: Botanischer Jahresbericht. Bd. IV, 2. Abt. Seite 919, 1876.

2) L. Rischavi. Schriften der neurussischen Gesellschaft der Naturforscher Bd. V, 1877 (Russisch). Referat in Just: Botanischer Jahresbericht, Bd. V, Seite 721, 1877.

findet kein Optimum, aber die höchste beobachtete Temperatur ist 40° und aus seinen Ausführungen geht hervor dass er jedesmal eine Stunde lang beobachtet hat.

Alle diese später erwähnten Abhandlungen stimmen darin überein, dass die Kurve bei ungefähr 15° einigermassen konvex und nachher bei 30° konkav ist, von der Abscissenachse an gerechnet. (Vorausgesetzt dass die Abscissen die Temperatur angeben).

Wenn man einzelne Beobachtungen unter 20° bei den verschiedenen Autoren berücksichtigt, so findet man bei

Mayer	4°,4 C	38 m.gr.		Rischavi	10°	5,2 m.gr.
	15°,6 C	100 m.gr.			20°	12,5 m.gr.
Pedersen	8°	10,8 m.gr.				
	18°	24,3 m.gr.				

d. h. 10° Temperatursteigerung entspricht einer 2 oder 3 Mal grösseren Atmungsintensität, ein Resultat das mit den später mitzuteilenden Tatsachen genau übereinstimmt.

Die erstfolgenden wichtigen Untersuchungen sind publiziert in zwei Abhandlungen von Bonnier & Mangin [1]) Hierüber kann ich kurz sein, weil diese Untersucher einen durchaus andren Zweck hatten. Von jenem Augenblick an fängt der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ an eine bedeutende Rolle zu spielen, und eben das ist die Ursache, dass diese Untersuchungen, welche übrigens mit grosser Genauigkeit angestellt worden sind, für den hier zu behandlenden Gegenstand weniger wichtig sind. Bonnier & Mangin kommen in den beiden Ausführungen zu dem Schlusse,

---

1) G. Bonnier et L. Mangin. Annales des sciences naturelles 6e Série t. 17 pag. 210, 1884.

G. Bonnier et L. Mangin. Annales des sciences naturelles 6e Série t. 18 pag. 293, 1884.

dass die Atmung steigt mit der Temperatur. Ihre Experimente sind nicht so gehalten, dass ein Verhältnis für 10° Temperaturintervall daraus zu berechnen wäre, weil der Unterschied bei Experimenten unter 20° nicht so gross ist; aus den Beobachtungen bei höherer Temperatur mit einem *Basidiomyceten, Daedalea*, ergibt sich, dass bei Bestimmungen von je einer Stunde kein Optimum wahrgenommen wird. Auch die Experimente von Godlewski[1]) und Purievitch[2]) beschränken sich hauptsächlich auf den Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$, während zugleich die Abhängigkeit der Keimungsperiode geprüft wird.

Jetzt kommen wir an die am meisten angeführte Publikation, diejenige von Kreusler.[3]) Diese Abhandlung ist mit grosser Genauigkeit ausgeführt worden, wenn auch in der Methode schwache Punkte aufzuweisen sind. Kreusler bedient sich der Methode Pettenkofer—Pfeffer, der Barytmethode.

Als Objekte verwendet er abgeschnittene Sprosse von *Rubus fruticosus*, welche früheren Untersuchungen gemäss allerlei schädliche Einflüsse ertragen können. Die Sprosse werden mit peinlicher Sorgfalt frisch erhalten und, wie der Verfasser ausführt, erzeugen sie demzufolge noch nach einer Woche frische Triebe.

Die Thermostateinrichtung oder, besser gesagt, die Methode die Temperatur abzulesen, ist noch sehr mangelhaft. Als Thermostat bedient er sich eines doppelwändigen Behälters, welcher jedoch an einer Seite mittelst einer Glasplatte geschlossen wird.

---

1) E. Godlewski. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Jahrb. f. Wissensch. Botanik. Bd. XIII. Seite 491, 1882.

2) K. Purievitch. Annales des sciences naturelles. 9e Série, t. I, pag. 1, 1905.

3) U. Kreusler. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 16, Seite 711. 1887.

Der innere Behälter kann also ganz bis auf diese Seite durch eine Wasserschicht eingeschlossen werden. Kreusler bestimmt darauf die Temperatur des Wassers, welche er sehr konstant hält, und die Temperatur an der Innenseite der Glasplatte. Den Mittelwert dieser beiden Temperaturen nimmt er als die Temperatur der Pflanze an. Dass diese Temperaturen ziemlich stark verschieden sind, geht aus den nachfolgenden Zahlen hervor:[1])

Thermometer im Wasser	0°	10°	20°	30°	40°	50°
Thermometer an der Glasplatte	4°,25	12°,67	20°,90	28°,50	35°,14	42°,70

Besonders bei den letzteren grossen Temperaturdifferenzen ist die mittlere Temperatur von sehr zweifelhaftem Wert.

Auch hier wird noch der Fehler der zu lange währenden Experimente gemacht: die Dauer beträgt 5—8 Stunden; ausserdem scheint die Vergleichbarkeit der beblätterten Sprosse, trotz der vielen Vorsorgen zweifelhaft, und wäre eine grössere Anzahl Experimente erwünscht gewesen: das schlimmste dabei war wohl dass Kreusler offenbar denselben Trieb für eine ganze Reihe von Versuchen verwendet; in den Tabellen wenigstens (l. c. Seite 743 und 736) ist die Rede von *Rubus* I und *Rubus* II.

Dessenungeachtet ist ohne Zweifel diese Abhandlung wegen der ganzen Ausführung und wegen der Anweisung der Fehlerquellen eine der zuverlässigsten.

Kreusler findet, wenn er die Atmung bei 2°,3 als 1 bezeichnet, die folgenden Zahlen:

2°,3	7°,5	11°,3	15°,8	20°,6	25°	29°,3	33°	37°,3	41°,7	46°,6
1	1,8	3,0	4,6	4,8	7,8	8,8	12,1	14,4	19,1	26,4

1) Kreusler. l. c. Seite 734.

Das Verhältnis zwischen der Intensität bei 2°,3 und 11°,3, bei 7°,5 und 15°,8 liegt zwischen 2 und 3; ganz besonders fällt der geringe Fortschritt bei 20°,6 auf, welcher so sehr abweicht, dass hier an einen Fehler zu denken wäre.

Am Besten ist es wohl den Kreusler'schen Ausführungen hier einige Sätze zu entnehmen. Er sagt l. c. Seite 746: „Das Optimum für die Athmung der Pflanzen scheint — soweit Beobachtungsfristen von 5—6 Stunden hierüber entscheidend sein können — bei Temperaturgraden zu liegen, welche von der Tödtungstemperatur nicht mehr weit entfernt sind; die maximale Beobachtungstemperatur (46°,4 C.) repräsentierte zugleich für den nach dieser Richtung geprüften Brombeerspross das Maximum der Athmung. (*Dass längeres Verweilen der Pflanzen bei solch hoher Temperatur die Athmung auf entsprechender Höhe erhalten würde, darf hieraus noch nicht gefolgert werden, ist vielmehr wenig wahrscheinlich.*") [1])

Es fällt hier jedenfalls auf dass Jemand, der den zuletzgenannten Satz niedergeschrieben hat, dennoch die Atmungs-Intensität bei 50° bestimmt aus einem Versuch, der 5 Stunden dauert.

Zu demselben Resultat kommt Kreusler [2]) in einer späteren Untersuchung mit einem derart abgeänderten Apparat, dass die Temperatur leichter zu bestimmen und konstant zu erhalten ist. Die höchste Abgabe von CO_2 findet er bei etwas höherer Temperatur als 45° welche auch hier die Temperaturgrenze des Lebens zu sein scheint. Bei 50° ist die Abgabe ungleich weniger; aber die Blätter rollen sich zusammen und werden braun.

Kurz darauf im selben Jahre 1890 erscheint eine gewiss

1) Cursiv-Schrift von mir.

2) U. Kreusler. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 19, Seite 649. 1890.

eben so wichtige Abhandlung von Clausen[1]) der sich der auch von Kreusler angewandten Methode bedient, jetzt aber ganz in der von Detmer angegebenen Form, welche auch von mir gewählt wurde. Clausen hat also den Vorteil, dass bei ihm praktisch die Temperatur konstant ist und dass er bei jeder beliebigen Temperatur arbeiten kann.

Zu seinen Experimenten benutzt er Keimpflanzen von *Lupinus luteus*, von *Triticum vulgare* und Blüten von *Syringa chinensis*. Hier werden zum ersten Male Aufnahmen gemacht von 1 und ½ Stunde, oft unmittelbar nach einander, während dafür gesorgt wird dass das Versuchsmaterial möglichst gleichmässig ist.

Die Resultate sind in nachstehender Tabelle zusammengefasst wozu bemerkt werden muss, dass die Zahlen berechnet sind pro Stunde und pro 10 Gr. Trockengewicht[2]):

Lupinus luteus	0°	5°	10°	15°	20°	25°
	3,18	6,06	7,92	15,03	19,06	25,72
	30°	35°	40°	45°	50°	55°
	37,20	43,76	50,72	45,71	20,22	17,75
Triticum vulgare	0°	5°	10°	15°	20°	25°
	5,08	9,42	14,52	22,62	30,90	43,59
	30°	35°	40°	45°	50°	55°
	50,53	54,22	55,12	48,02	32,05	5,34
Syringa chinensis	0°	5°	10°	15°	20°	25°
	8,05	13,84	20,83	33,65	49,90	64,79
	30°	35°	40°	45°	50°	55°
	75	101,92	122,29	113,96	106,11	30,55

Auch aus diesen Zahlen geht ein ziemlich konstantes Verhältnis zwischen den Intensitäten bei Temperaturintervallen von 10° unter 20° hervor.

Ferner stellt er ein ausgesprochenes Optimum bei 40° fest, also ein Resultat ganz verschieden von dem von

1) H. Clausen. Landwirtsch. Jahrbücher Bd. 19, Seite 893; 1890.
2) H. Clausen l. c. Seite 911.

Kreusler. Da die beiden Versuchsreihen mit gleicher Genauigkeit festgestellt worden sind und Clausen dazu noch den Vorteil einer kürzeren Beobachtungsdauer hatte, muss daraus wohl gefolgert werden, dass die Objekte sich ganz verschieden benommen haben.

Es muss jedoch darauf geachtet werden, dass Clausen die Pflanzen, bevor er zur Beobachtung schritt, 2—3½ Stunden auf der hohen Temperatur hielt. Er sagt dann in einer Fussnote (l. c. Seite 909) dass der Rückgang zwischen Optimum und Maximum nicht etwa auf das *Absterben* von Pflanzenteilen zurückzuführen sei, sondern dass dieser Rückgang mehr als eine Wirkung der höheren Temperatur an sich zu betrachten sei, eine Ansicht, worauf ich nachher bei der Besprechung meiner eigenen Versuche zurückkommen werde.

Die hier genannte Abhandlung entstand unter Leitung von Detmer, sowie auch eine ähnliche Arbeit von Ziegenbein[1]. Ziegenbein hat mehrere Sachen untersucht, so dass die hier in Betracht kommenden Ergebnisse nur kurz mitgeteilt werden und dadurch weniger verwendbar sind als die von Clausen. Besonders dadurch ist es schwierig die Zahlen zu beurteilen, weil Ziegenbein nur Zahlen gibt, umgerechnet auf 1 Stunde und nicht die ursprünglichen Zahlen mit der Beobachtungszeit, der Reihenfolge der Experimente, u. s. w.

Im Uebrigen stimmen seine Resultate zu denen von Clausen; er findet also auch ein Optimum bei 40°.

Hiermit ist die Uebersicht von demjenigen, was in Betreff auf den vorliegenden Gegenstand publiziert ist, zu Ende. Nur die Untersuchungen der letzten Zeit sind von

---

1) E. Ziegenbein. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXV, Seite 365, 1893.

einer solchen Genauigkeit, dass die daraus hervorgehenden Zahlen durchaus zuverlässig sind. In keiner der erwähnten Abhandlungen ist jedoch zur Genüge Rücksicht genommen auf die Möglichkeit, dass bei höherer Temperatur die Atmung in aufeinanderfolgenden Stunden einen bedeutenden Rückgang aufweisen könnte, während diese Bedingung nach dem was ich vorher in der Einleitung von der Ansicht von Blackman gesagt habe, die Schlüsse durchaus ändern könnte; eben desshalb fand ich genügende Veranlassung eine auf dieser neueren Auffassung gegründete Untersuchung einzuleiten; dazu genügte es nicht die höheren Temperaturen einer Untersuchung zu unterziehen, aber ich musste auch um eine gute Uebersicht des ganzen Prozesses zu haben Beobachtungen bei niederen Temperaturen also von 0° bis 20° anstellen. Jedenfalls dürften diese Ergebnisse nicht überflussig sein, weil ebensowohl Kreusler als Clausen nur eine sehr geringe Anzahl Beobachtungen machten.

VIERTER ABSCHNITT.

Experimenteller Teil.

§ 1. Versuche mit Pisum sativum.

Ich bediente mich fortwährend derselben Partie Erbsen von der Varietät „Kaapsche groenen".

Bevor ich die Temperaturbestimmungen (s. Seite 147) ausführte, war es nötig festzustellen, wieviel jeder Teil der Keimpflanze zu der Gesammtatmung beitrage. Ich verglich dazu unbeschädigte Keimpflanzen, verwundete Keimpflanzen (es wurde ein tiefer Einschnitt am oberen Teil der Wurzel gemacht) und abgeschnittene Kotylen. Die zweite Untersuchung hatte den Zweck nachzuforschen ob Verwundung die Atmung bei den abgeschnittenen Kotylen gesteiger hatte.

Ich fand für:

unbeschädigte Keimpflanzen . . .	19,4 m.gr.
dieselben verwundet	19,4 m.gr.
dieselben, nur Kotylen	13,0 m.gr.

alles pro Stunde bei 16°. Hieraus ergibt sich, dass ungefähr $^2/_3$ der Atmung auf die Kotylen zurückzuführen ist und dass desshalb besonders auf die Temperatur der Kotylen achtzugeben ist. Bei der Untersuchung der Temperaturänderungen wurde also die thermo-electrische Nadel in eine der Kotylen gesteckt. Das Resultat dieser Messungen ist schon Seite 147 angegeben worden.

Schon einigemale erwähnte ich der Notwendigkeit für grosse Feuchtigkeit in dem Atmungsgefäss zu sorgen. Bei meinen provisorischen Versuchen zeigte sich

der Einfluss der Feuchtigkeit sehr deutlich hauptsächlich in Unregelmässigkeiten der CO_2-Abgabe bei 20°, einer Temperatur, von welcher kein schädlicher Einfluss zu erwarten war. Ohne Hinzufügung von Wasser fand ich in aufeinanderfolgenden Stunden:

1es Exp.	31	29	27,6	28,2		m.gr.
2es Exp.	28	30,7	32	28,8	28,8	m.gr.

Nachdem der Behälter mit feuchtem Filtrierpapier bekleidet und von zwei kleinen Wasserbehältern versehen war:

26,4 26,8 28,2 27,4 28,8 m.gr.

Der schädliche Einfluss von zu geringer Feuchtigkeit gibt sich kund im Rückgang der Atmung nach kurzer Zeit; der Moment an dem der Rückgang eintritt wird durch Hinzuführung von Wasser verschoben. Es wäre ja zu erwarten, dass die Atmung konstant bleiben oder zunehmen würde, weil die Pflanzen während des Experiments älter werden und weil oft die Atmung zunimmt mit der Keimungsdauer. Nachher werde ich auf diesen Vorgang zurückkommen.

Auch Kreusler[1]) weist auf die grosse Wichtigkeit der Feuchtigkeit hin und beweist mit Zahlen den Zusammenhang: Bonnier & Mangin[2]) teilen mit, dass die Atmung der Pilze bei grösserer Feuchtigkeit zunimmt.

Wie schon am Schlusse des vorigen Abschnitts nachgewiesen wurde, gab es genügende Veranlassung die Atmung auch bei niedrigren Temperaturen noch einmal zu beobachten. In der ersten Reihe der von mir angestellten Experimente habe ich deshalb die Atmung festgestellt bei Temperaturintervallen von 5° zwischen 0°—50°.

---

1) U. Kreusler. Landwirtsch. Jahrbücher Bd. 16 Seite 711, 1887.

2) Bonnier et L. Mangin. Annales des Sciences naturelles, 6e série t. 17, pag. 210; 1884.

Mit Rücksicht auf die Veränderungen in den Erbsen, auf welche ich schon Seite 150 hindeutete, gebe ich in der hierunter folgenden Tabelle die Resultate dieser mit möglichst kurzem Zwischenraum angestellten Versuche. In den vollständigen Tabellen am Ende dieser Ausführungen habe ich aus demselben Grunde meine Versuche datirt, damit es möglich sei zu kontrollieren, welche Zahlen am besten vergleichbar sind.

Wie schon gesagt wurden für jeden Versuch 100 Pflanzen verwendet, und diese Pflanzen dienten auch nur für je einen Versuch. Die Erbsen wurden 1 Tag in Wasser gelegt und nachher während 2 Tage in Sägespäne, indem die Temperatur während dieser Keimung schwankte zwischen 19° und 23°.

Tabel I.

Temp.	CO_2 Abgabe in m.gr. während der						Im Mittel m.gr. pro Stunde
	1en	2en	3en	4en	5en	6enStunde	
0°	4,0	4,0	3,6	4,0	3,8		3,9
5°	6,7	6,0	5,6	5,7	5,8		6,1
10°	12,0	11,2	11,1	11,4	11,4	11,3	11,4
15°	18,6	19,0	19,4	19,4	20,0	20,2	19,4
20°	28,6	30,3	30,3	30,6	30,4		30,0
25°	43,3	42,4	42,2	41,7	40,7	40,9	42,0
30°	51,7	50,9	52,2	53,6	53,5	53,5	52,6
35°	68,7	62,8	60,1	61,7	60,9	60,9	
40°	73,3	55,2	49,0	45,3	43,0	41,2	
45°	73,5	48,4	41,9	35,9	31,9	28,6	
50°	74,0	38,8	17,8	12,0	8,0	5,9	
55°	35,7	12,8	9,7	5,4			

Aus diesen Zahlen geht an erster Stelle hervor, dass bei 0°, 5° und 10° die Atmung konstant ist. (Fig. 1). Die Schwankungen liegen bei diesen Temperaturen ganz innerhalb der Grenze von 1 m.gr.: weitere Schlüsse sind also daraus nicht zu ziehen.

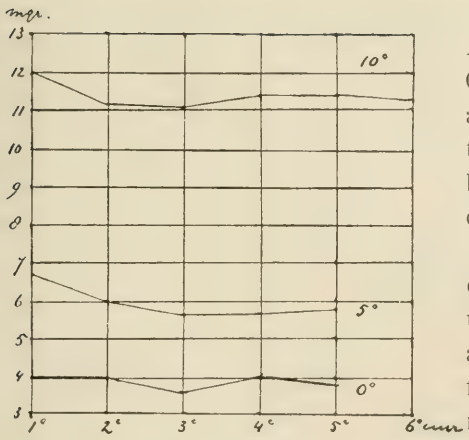


Fig. 1. Atmung bei 0°, 5° und 10° C.

Den Fehler des Apparats, ungefähr 0,6 m.gr. habe ich aus früher erwähnten Gründen nicht berücksichtigt; jedoch muss dabei bemerkt werden, dass die Beobachtung bei 0° dadurch am meisten beeinflusst wird. Bei den niedrigen Temperaturen sieht man meistens, dass die Atmung während der ersten Stunde noch am höchsten ist, obgleich doch bei diesen Versuchen 1 Stunde verlief zwischen dem Augenblick, in dem das innere Thermometer die erwünschte Temperatur aufwies und dem Anfang der Beobachtung. Hier dauert es also sehr lange bis die Temperatur der Erbsen der der Umgebung gleich kommt, wahrscheinlich desshalb, weil die eigene Wärme der Pflanzen der Abkühlung Widerstand leistet.

Während des Winters 1908—1909 habe ich einen Versuch gemacht bei —7° C. Das Atmungsgefäss stand draussen und die Temperatur blieb konstant. Die Abgabe in 4 Stunden war 3,2 m.gr., also pro Stunde 0,8 m.gr.: eine Zahl, welche zu niedrig ist um viel Wert darauf zu legen. Fest steht also, dass bei dieser niedrigen Temperatur die Atmung minimal ist.

Weil bis 10° die Atmung konstant ist, darf also ohne jeden Zweifel ein Mittelwert aus allen Beobachtungen bestimmt werden. Bei 15° und 20° (Fig. 2 und 3) ändert

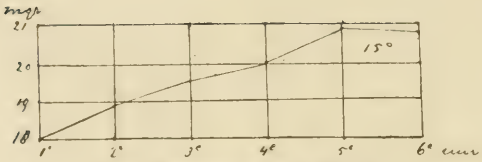


Fig. 2. Atmung bei 15° C.

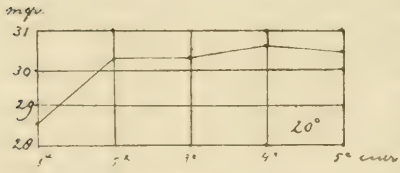


Fig. 3. Atmung bei 20° C.

sich der Fall einigermassen. Wenn auch die Differenzen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Beobachtungen ganz gering sind, so glaube ich dennoch, dass im Allgemeinen eine gewisse Steigung sich bemerkbar macht. Diese Erscheinung bespreche ich nachher, allein, wie gesagt, glaube ich feststellen zu dürfen, dass hier jedenfalls eine Differenz bestehe bezüglich der für 0°—10° gefundenen Zahlenreihe und auch mit den von über 20° bestimmten Zahlen.

Diese Steigung ist jedoch sehr gering und trifft ausserdem nicht immer zu, sodass ich es für gut gehalten habe hier einen Mittelwert zu bestimmen.

Bestimme ich aus *allen* gefundenen Zahlen den Mittelwert für die bis jetzt besprochenen Temperaturen, so finde ich: [1])

0°	5°	10°	15°	20°
4,3 mgr. (10)	5,9 (10)	10,3 (17)	18,5 (17)	29,1 (35)

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass das Verhältnis bei 10° Temperaturdifferenz folgendes ist:

$$\frac{A_{10}}{A_0} = 2{,}4 \qquad \frac{A_{15}}{A_5} = 3{,}1 \qquad \frac{A_{20}}{A_{10}} = 2{,}8.$$

Um auch das Verhältnis zu kennen durch Zahlen, welche für dieselbe Erbsenprobe erhalten wurden, habe ich ausser-

1) Die eingeklammerten Zahlen verzeichnen die Anzahl Beobachtungen aus denen der Mittelwert berechnet wurde.

dem Versuche angestellt bei welchen ich zuerst bei der niedrigsten, nachher bei der höchsten Temperatur beobachtete.

z. B. Versuch LXII	5° . .	6,0 mgr.	Verhältnis 2,8
	15° . .	16,7 „	
Versuch LXIII	10° . .	9,8 mgr.	Verhältnis 3,1
	20° . .	30,5 „	

Auch hier gibt es also ein Verhältnis, das sich 3 nähert. Hingegen gibt Versuch CXXXV folgendes Resultat:

13° . . . 17,8 mgr.; 23° . . . 40,3 mgr., Verhältnis 2,2.

während der Mittelwert für 25° 37,7 mgr. ist, und das Verhältnis $\frac{A_{25}}{A_{15}}$ also 2 wird.

Aus diesen Zahlen ergibt sich, dass die Regel von Van 't Hoff zutrifft für 0°—20°. Die Verhältnisse bei 23° und 25° zeigen deutlich, dass oberhalb 20° ein Rückgang eintritt. Bei dem niedrigen Wert des Quotienten $\frac{A_{10}}{A_0}$ muss berücksichtigt werden, dass hier der Fehler der Methode am stärksten auftritt; berücksichtigt man den Fehler von 0,6 mgr., so steigt dieser Quotient auf 2,6; man soll also jedenfalls bedenken, dass, wenn das Verhältnis nicht ganz richtig ist, es eher zu niedrig als zu hoch ist. Ich habe den Koeffizient für 10° nach der Regel von Van 't Hoff immer als 2,8 in Rechnung gestellt, weil diese Zahl nach den meisten und zuverlässigsten Beobachtungen berechnet ist.

Seite 157 habe ich die Werte angeführt, welche aus den Experimenten von Mayer, Rischavi und Pedersen für Temperaturen unter 20° mit Intervallen von 10° herzuleiten sind, aus welchen hervorgeht dass auch dort das Verhältnis zwischen 2 und 3 liegt. Aus den Zahlen von Kreusler und Clausen findet man denselben Wert, sodass man wohl schliessen darf, dass die oben erwähnte Regel für die Atmung zutrifft.

Wir wollen jetzt den weiteren Verlauf der Atmung bei den verschiedenen Temperaturen nachgehen. Bei 25° und 30° ist es nötig, dass man ungefähr eine Stunde verlaufen lässt zwischen der Erwärmung und dem Anfang der Beobachtungen, weil sonst die CO_2-Abgabe während der ersten Stunde zu gering sein würde. Ich habe nicht mit Gewissheit entscheiden können worauf das zurückzuführen ist; offenbar ist die CO_2-Abgabe nicht sofort auf der dem Wärmegrad entsprechenden Höhe, obgleich die Objekte schon 10—12 Minuten nach dem Konstant-werden des Wasserbades die Temperatur der Umgebung angenommen haben.

Für 25° finde ich einigermassen abweichende Resultate: der in Tabelle I, Seite 166, angeführte Versuch, weist einen geringen Rückgang auf, allein daneben fand ich folgendes:

	Stunde 1.	2.	3.	4.	5.	
Versuch XIV	34,8	34,6	36,2	37,2	35,2	
„ LVI	47	46,4	46,4	45,8	47,4	(Fig. 4).

Die beiden Versuche weisen auf einen einigermassen unregelmässigen Vorgang hin; man bekommt den Eindruck gewisser Schwankungen, ohne dass jedoch eine bestimmte Richtung in den Zahlen wahrzunehmen war. Dasselbe gilt auch für die Beobachtungen bei 30°, nur sind hier die Schwankungen noch

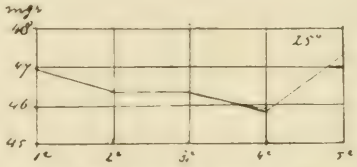


Fig. 4. Atmung bei 25° C.

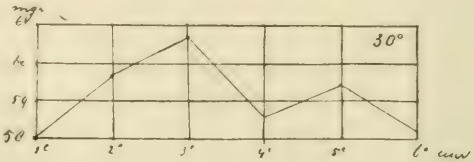


Fig. 5. Atmung bei 30° C.

stärker und die einzelnen Versuche zeigen mehr oder weniger ein ähnliches Bild (Fig. 5). Eben mit Berücksichtigung dieser Fälle durfte ich schliessen, dass bei 15° und 20° eine wirkliche Steigung stattfindet. Aus den Figuren 1—5 ist dieses verschiedene Benehmen, wie ich glaube, deutlich herauszulesen.

Alle Beobachtungen bei Temperaturen unter 30° sind nunmehr im Gegensatz zu dem was bei höheren Temperaturen vor sich geht. Da sehen wir einen ausgesprochenen Rückgang in der Atmungsintensität auftreten: 35° zeigt zwischen der ersten und zweiten Stunde eine grosse Differenz, nachher verringert die CO_2-Abgabe gewöhnlich noch ein weinig (Fig. 6), allein in den darauf folgenden 4 Stunden zusammen ist dieser Rückgang geringer als in der ersten, und wie im Versuch LIV weisen die späteren Stunden bisweilen sogar wieder eine kleine Zunahme auf. Hier fand ich nämlich in den aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten (Stunden), die hier folgenden CO_2-Abgaben:

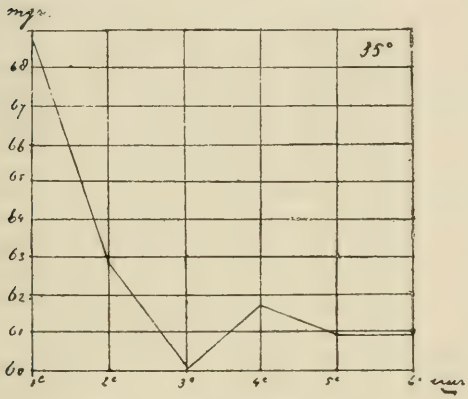


Fig. 6. Atmung bei 35° C.

68,7 62,8 60,1 61,7 60,9 60,9.

Bei diesen Beobachtungen und bei allen andren über 35° ist es nun von der grössten Wichtigkeit den richtigen Moment zum Anfang des Versuches zu wählen.

Das richtigste Bild vom Vorgang der CO_2-Abgabe be-

kommt man, wenn man eine möglichst grosse Abgabe während der ersten Stunde beobachtet; aus den Versuchen unter 35° geht ja hervor, dass erst einige Zeit, nachdem die Erbsen die gewünschte Temperatur bekommen haben, die entsprechende Intensität der CO_2-Abgabe erreicht ist. Aus dem Verlauf der Kurve für 35° ergibt sich weiter, dass die Atmung während der ersten Stunde ziemlich schnell abnimmt, also schätzt man am besten die wirkliche Abgabe bei 35°, wenn man den höchsten Wert, die Resultante von dem Fortschritt und dem Rückgang, beobachtet. Dieser Augenblick kann experimentell bestimmt werden; ein paar Minuten früher bekommt man eine geringere Abgabe, weil man einen zu niedrigen Punkt in der steigenden Kurve beobachtet, ein paar Minuten später jedoch verringert der Wert dadurch dass der Rückgang den Fortschritt besiegt.

Der Rückgang der Atmung ist von 40°—50° nicht nur in den ersten Stunden, sondern auch während der ganzen Beobachtungszeit wahrnehmbar, wie es die Tabelle I zeigt. Diese Beobachtungen fingen ungefähr 25 Minuten, nachdem das Thermometer in dem Gefäss die gewünschte Temperatur aufwies an. Vergleichen wir die Zahlen für 40°, 45° und 50° und betrachten wir die Kurven von Fig. 7, so geht daraus hervor, dass der Rückgang absolut zunimmt und auch prozentisch einen grösseren Teil des Gesammtbetrages der CO_2-Abgabe ausmacht.

Auch die weiteren Zahlen in den Tabellen am Ende dieser Ausführungen weisen ausnahmslos auf einen solchen Vorgang hin; ausserdem wird man bemerken, dass die Kurven durchaus den Typus logarithmischer Linien zeigen. Ich bediene mich hier des Wortes „logarithmisch" um auf die Form der Linie hinzudeuten, weil auch Blackman und andre Autoren sich dieses Wortes in dieser Bedeutung bedient haben; mathematisch ist das

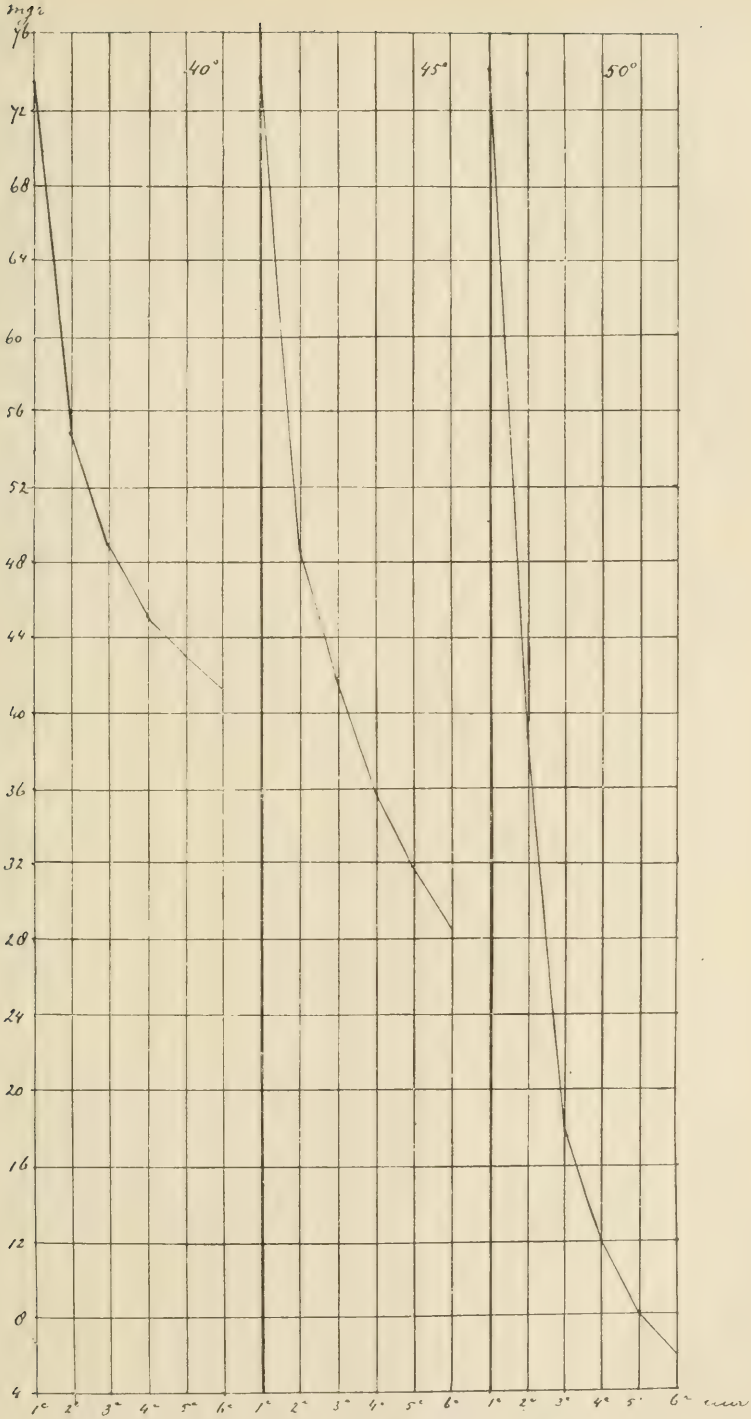


Fig. 7. Atmung bei 40°, 45° und 50° C.

Wort unrichtig, weil die Kurven in soweit ich sie habe untersuchen können, keineswegs logarithmische sind.

Wenn die Pflanzen 6 Stunden bei einer Temperatur von 45° gewesen sind, sind die Wurzeln fast noch ganz turgeszent; zwar sind sie ein wenig schlaff geworden, allein, in Sägespäne gelegt, wachsen alle Pflanzen weiter, sodass hier von Beschädigung noch nicht die Rede sein kann.

Anders war es bei 50°: den Pflanzen fehlte nach 6 Stunden jeder Turgor und in Sägespäne gelegt, wuchsen sie nicht weiter.

Die geringen in den letzten Stunden bei 50° abgegebenen Quantitäten CO_2 sind vermutlich auf verschiedene Ursachen zurückzuführen: 1ens dass nicht alle Zellen der Kotylen zugleich abgestorben sind; 2ens dass die Enzyme auch nach dem Tode in ihrer Wirkung fortfahren können.

Ich habe in der Tabelle I eines Versuches bei 55° erwähnt, um dadurch zu zeigen, dass bei dieser Temperatur gleichsam unmittelbar der Tod eintritt.

Es soll jetzt untersucht werden, wie es um das Optimum steht, bloss schon der wichtigen Rolle wegen, welche es bei früheren Experimenten gespielt hat.

Ich bringe hier noch einmal die vorher besprochenen Resultate in Erinnerung:

Wolkoff und Mayer	(1874)	finden das Optimum bei 35°.
Mayer	(1876)	findet das Optimum bei 35°.
Borodin	(1876)	findet das Optimum über 38°.
Rischavi	(1877)	findet *kein* Optimum (Beobachtung bis 40°).
Bonnier & Mangin	(1884)	finden *kein* Optimum (Beobachtung bis 54°).
Kreusler	(1887)	findet *kein* Optimum (Beobachtung bis 46°,6)

Clausen (1890) findet das Optimum bei 40°.
Ziegenbein (1893) findet das Optimum bei 40°.

An erster Stelle sei bemerkt, dass der allgemeine Verlauf der die Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur angebenden Kurve, durchaus das ist, was die älteren Autoren gefunden haben, d. h. die Kurve ist zuerst konvex in Bezug auf die Abscissenachse, welche die Temperatur angibt und nachher konkav, wie aus Tafel III hervorgeht.

Die nachstehende Zahlenreihe, welche auch benutzt ist zum Konstruieren der obenerwähnten Kurve, ist aus *allen* Beobachtungen berechnet worden; für die Temperaturen von 35° an ist die Abgabe der ersten Stunde benutzt. Neben jedem Mittel ist die Anzahl der Beobachtungen, welche den Berechnungen zu Grunde gelegt wurde, eingeklammert.

0°	5°	10°	15°	20°	25°
4,3 (10)	5,9 (10)	10,3 (17)	18,5 (17)	29,1 (35)	39,5 (22)

30°	35°	40°	45°	50°
56,1 (23)	68,9 (5)	77,7 (15)	73,0 (8)	76,4 (6)

Wie man sieht, kann aus diesen Zahlen tatsächlich nicht auf ein Optimum geschlossen werden; zwar gibt 40° die höchste CO_2-Abgabe, allein der Rückgang bei 45° und die darauffolgende Steigung bei 50° weisen darauf hin, dass man eher schliessen müsste, dass die Atmung zwischen 40° und 50° sich ungefähr gleich bleibt; auch soll man nicht zuviel daraus schliessen, weil die Zahl der Beobachtungen bei 40° doppelt so gross ist als diejenige bei 45° und 50°.

Ich bringe hierbei die Untersuchung in Erinnerung, bei welcher genau mitgeteilt wurde, wie lange nach dem Auftreten der gewünschten Temperatur im Atmungsgefäss die Beobachtungen stattfanden. Jene Untersuchung ist von Clausen angestellt worden. Dieser Autor teilt mit, wie er bei 40°—50° die Versuchsobjekte ein paar Stunden

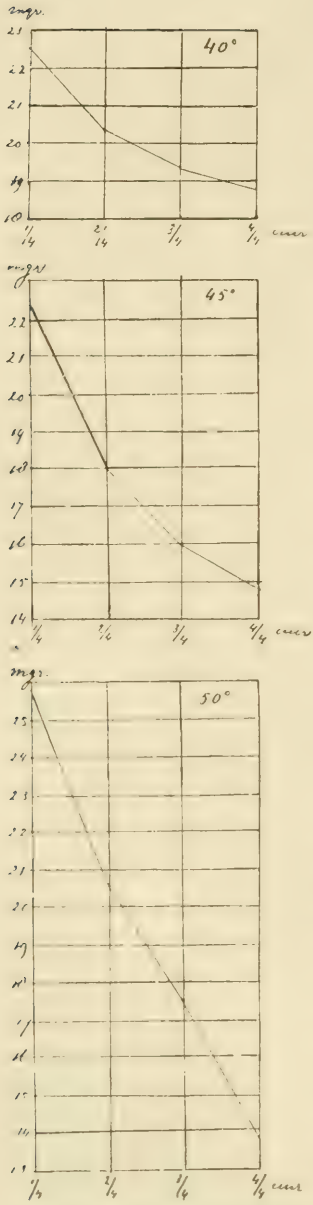


Fig. 8. Athmung während 4 aufeinanderfolgenden Viertelstunden bei 40°, 45° und 50° C.

auf derselben Temperatur erhält, bevor er zur Beobachtung schreitet.[1]) Es ist selbstverständlich unmöglich festzustellen welcher Beobachtungszeitpunkt in meinen Versuchen dem seinigen entspricht, aber wahrscheinlich wird es ungefähr die dritte Stunde sein. Untersuche ich, wo in diesem Fall das Optimum liegt, so finde ich eine ausgesprochene maximale Intensität bei 35° (Sieh Tabelle I). Auf diese Weise findet man, dass die Resultate dieses Experiments tatsächlich mit den meinigen übereinstimmen, dass jedoch die Stelle des Optimums abhängt von dem Zeitabschnitt, in welchem die Beobachtung vorgenommen wurde.

Noch viel überzeugender zeigt sich das, wenn man die für die erste halbe Stunde und für die erste Viertelstunde gefundenen Zahlen berücksichtigt und die Werte vergleicht, welche man findet für die Atmung während 1 Stunde pro 100 Pflanzen, berechnet nach kürzeren und längeren Beobachtungen:

1) Clausen. l. c. Seite 903 und 905.

Tabelle II.

CO_2-Abgabe bei	pro Stunde berechnet nach Beobachtungen von			
	2Stunden	1 Stunde	$\frac{1}{2}$ Stunde	$\frac{1}{4}$ Stunde
40°	67,7	77,7	79,2	82,0
45°	59,9	73,0	82,0	91,6
50°	56,0	76,4	92,6	100,0

Berechnet man also die CO_2-Abgabe nach Beobachtungen von 2 Stunden, so verringert sie immer von 40° an; berechnet nach 1 Stunde, schwanken die Mengen, wie schon gesagt, während die kürzeren Beobachtungen eine Steigung aufweisen bis an die Temperaturgrenze des Lebens. In dieser Hinsicht findet also die Blackman'sche Theorie vollkommene Anwendung und hier wird mit Zahlen dargelegt was für ihn tatsächlich nur Theorie war, weil für die Assimilation die erzeugten Quantitäten zu gering waren um Beobachtungen von so kurzer Dauer anstellen zu können.

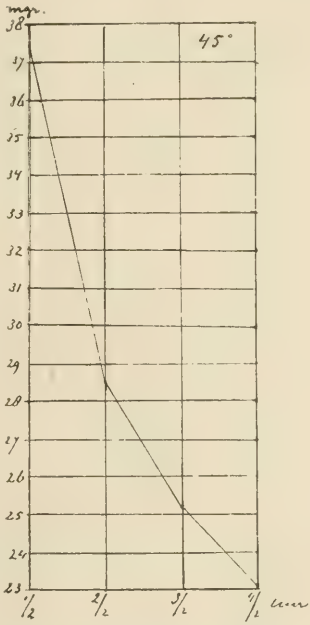


Fig. 9. Atmung in 4 aufeinanderfolgenden halben Stunden bei 45° C.

Auch bei diesen Bestimmungen während aufeinanderfolgender Zeitabschnitte von ½ oder ¼ Stunde, zeigt sich der für Beobachtungen von 1 Stunde beschriebene Fall. Die Kurven

von Fig. 8 und 9 zeigen dies unzweifelbar: der Vorgang bei aufeinanderfolgenden Temperaturen entspricht dem der Kurven in Fig. 7: die Neigung der Kurven nimmt zu je nach der Steigung der Temperatur.

Der sehr regelmässige Verlauf dieser Kurven bei verhältnismässig geringen CO_2-Quanten ist, meiner Ansicht nach, ausserdem ein schlagender Beweis für die Anwendbarkeit und für die Zuverlässigkeit der Methode.

Der Versuch LVIII für 40° weist einen viel unregelmässigeren Verlauf auf: es war einer der ersten Versuche mit solch kurzer Beobachtungszeit. Ein paar provisorische Versuche ergaben noch unregelmässigere Resultate, was um so begreiflicher ist, weil hierbei kleine Schwankungen in der Temperatur natürlich mehr Einfluss haben, da ihre Dauer einen viel grösseren Prozentsatz der ganzen Beobachtungszeit ausmacht als bei längeren Beobachtungen. Ausserdem tritt hier die Seite 171 erwähnte Schwierigkeit um den richtigen Augenblick zum Anfang zu finden stark in den Vordergrund. Der Verlauf der Kurven verbürgt die Richtigkeit der Zeitbestimmung.

Jetzt bleibt noch übrig die Blackman'sche Theorie mit dem ganzen Verlauf der Atmung zu vergleichen.

Die Figur Tafel II ist genau nach dem Blackman'schen Diagram konstruiert worden. [1])

Bei der Konstruktion der Kurve AF wurden als Ordinaten angenommen die pro Stunde (und zwar für Temperaturen von 35° an, während der *ersten* Stunde) abgegebenen Quantitäten CO_2 also die schon Seite 175 angegebenen Quantitäten. Auf die Abscissenachse wurden die Temperaturen eingetragen. Der Teil AE entspricht der Regel von Van 't Hoff, aber von E an zeigt sich eine Differenz zwischen den theoretisch und den experimentell gefundenen Werten. Die Ordinaten

1) Blackman. l. c. Seite 284.

der verschiedenen Punkte der Linie EB sind berechnet unter der Annahme von 2,8 als Koeffizient für 10° Temperatur-Differenz und mit Betrachtung der Werte für 10°, 15° und 20° als Normalwerte (s. Seite 169).

In der Fläche der Zeichnung ist also der Zusammenhang zwischen Reaktionsgeschwindigkeit und Temperatur angegeben worden; nach der Ansicht von Blackman existiert daneben für jede konstante Temperatur Zusammenhang zwischen Zeit und Atmungsintensität. Dieses Verhältnis wird angegeben durch Linien, welche in einem Punkte, der die Temperatur angibt, bei welcher das erwünschte Verhältnis gesucht wird in einer senkrecht zu der Abscissenachse stehenden Fläche liegen.

Diese zweite Fläche ist umgeklappt gedacht nach rechts um die Linie nach welcher sie die Fläche der Zeichnung schneidet; diese Schnittlinie hat in Bezug auf die Zeit eine Abscisse 0 und von dieser Linie an weist die Abscissenachse also für jede Temperatur die Zeit an.

Auf diese Weise wurden die Linien D_1 D_6, C_1 C_6 und B_1 B_6 konstruiert mit den Zahlen der Tabelle I.

Nach Blackman sollten nun die Punkte D, C und B durch Extrapolation aus der Reihe D_1 bis D_6 u. s. w. gefunden werden können, allein er fügt selbst hinzu, dass seine Resultate nicht zahlreich und genau genug sind um dies mathematisch genau ausführen zu können. Er legt desshalb einfach eine fliessende Linie durch alle Punkte, was bei seinen Zahlen möglich zu sein scheint. In meinem Fall ist es bestimmt unmöglich: die Linien D-D_6 sind nicht fliessende Linien, obgleich eine gewisse Regelmässigkeit in dem Verlauf der Abschnitte D D_1 u. s. w., im Vergleich mit dem der Abschnitte D_1 D_6 u. s. w. nicht zu verkennen ist; die grössere oder kleinere Neigung der ersteren Abschnitte entspricht der der letzteren. Bezüglich einer mathematischen Behandlung gilt dasselbe, was

Blackman behauptete: die Resultate sind nicht zahlreich und genau genug.

Es kommt mir vor, dass diese Figur zur genüge vergleichbar ist mit der Blackman'schen um den Schluss ziehen zu können, dass auch für die Atmung dessen Ansichten *im Allgemeinen* richtig sind: dass die Regel von van 't Hoff hier zutrifft, der regelmässige Rückgang bei höherer Temperatur und sogar die Form der Liniën DD_6 u. s. w., das sind eben soviele Punkte der Uebereinstimmung.

Andrerseits weist eben die Frage der möglichen Extrapolation um D, C und B auszufinden auf einen grossen Unterschied hin. Hier kann die Extrapolation *nicht* in Anwendung gebracht werden, jedoch glaube ich annehmen zu dürfen, dass eine bessere Kentniss des Atmungsprozesses, z. B. die Möglichkeit diesen Prozess in verschiedene neben einander hergehende Faktoren teilen zu können, den Unterschied bedeutend kleiner machen würde. Aus der Besprechung fortgesetzter Beobachtungen wird hervorgehen inwiefern Veranlassung ist zu einer dergleichen Analyse des Prozesses.

Aus den Zahlen für 40° und für höhere Temperaturen ergibt sich zur Genüge der Rückgang der CO_2-Abgabe. Es ist bemerkenswert, dass sich von solch einem starken Rückgang in den Ergebnissen der andern Autore kaum etwas zeigt. Bei Ziegenbein [1]) ist es nicht klar, ob er seine Beobachtungen in aufeinanderfolgenden Stunden angestellt hat: die für jede einzelne Temperatur mitgeteilten Zahlen weisen jedenfalls nicht auf einen regelmässigen Rückgang hin. Am wichtigsten sind auch hier wieder die Experimente Clausen's [2]) weil dieser die genauesten Angaben mitteilt. Hier finden wir für *Lupinus*

1) Ziegenbein l. c. Seite 594—598.
2) Clausen. l. c. Seite 902—906.

für 40° einen sehr geringen Rückgang in einem Fall, eine kleine Zunahme in 2 Fällen; für 45° in einem Falle Zunahme, in zwei Fällen Rückgang; für 50° immer Rückgang. Dieser Rückgang beträgt höchstens 1 bis 2 m.gr.; wenn man also bedenkt, dass Clausen lange erwärmte, bevor er zur Beobachtung schritt und dass demzufolge seine Zahlen mit denjenigen, welche bei mir für ungefähr die 3° und 4° Halbstunde gefunden wurden zu vergleichen sind, so sind die Differenzen äusserst gering.

Ohne Zweifel darf aus den angeführten Zahlen gefolgert werden, dass bei höheren Temperaturen irgend ein schädlicher Einfluss auftritt und dass die Intensität der CO_2-Abgabe dadurch zurückgeht. Dieser Rückgang kann erst bei 35° nachgewiesen werden, ich glaube jedoch aus dem eigentümlichen Verlauf der Kurven bei 25° und 30° (Seite 170) Anlass nehmen zu dürfen zu der Voraussetzung, dass auch dann schon ein ähnlicher Faktor wirksam sei, der einer Steigung der Atmung Einhalt tut.

Ich habe desshalb versucht auf eine andere Weise der schädlichen Wirkung einer Temperatur nachzuspüren nämlich dadurch, dass ich beobachtete, ob die Erwärmung während einiger Zeit bei jener Temperatur, nachher auf die Atmung bei z. B. 20° einwirkt, wo eine schädliche Wirkung ausgeschlossen ist. Ich stellte diese Experimente so an, dass ich zuerst die Atmungsintensität der benutzten Erbsen bei 20° beobachtete, die Erbsen nachher erwärmte bis auf eine bestimmte Temperatur und dieselben darauf während einiger aufeinanderfolgenden Stunden wieder bei einer Temperatur von 20° beobachtete.

An erster Stelle sollte hierbei entschieden werden, ob ein Temperaturwechsel an sich Einfluss ausübe, besonders weil die verschiedenen Autore in dieser Hinsicht nicht einig sind.

Ziegenbein[1]) erwähnt einiger Versuche, bei welchen er Keimpflanzen von *Vicia Faba* und *Lupinus luteus* während 5 Stunden erwärmte bis auf 30° oder bis auf 42°—45°. Bei der Erwärmung auf 30° liess sich nachweisen, dass die Atmungsintensität konstant blieb; es konnte kein deutlicher Unterschied festgestellt werden zwischen der CO_2-Abgabe vor und nach der Erwärmung. Anders war es für 42°—45°; hier zeigte sich ein bedeutender Rückgang der Atmung unter dem Einfluss der hohen Temperatur.

Palladin[2]) untersuchte denselben Einfluss nach einer etwas abweichenden Methode. Er will arbeiten mit nur spärlich wachsenden Pflanzenteilen, weil in diesem Falle die erzielten Zahlen vor und nach der Erwärmung besser vergleichbar sind; diese Voraussetzung ist vollkommen richtig, allein es scheint mir weniger geeignet, dass er dazu abgeschnittene Sprosse von *Vicia Faba* benutzt. Ausserdem hält er die Temperatur wenig konstant, denn er notiert:

18°—20°, 35°—37°,5.

Das Resultat seiner Experimente ist, dass *jeder* Temperaturwechsel eine Zunahme der Atmung mit sich führt und zwar von 40 %—50 %. Die von ihm angewandte Methode bestand darin, dass er drei Portionen der Sprosse 3—5 Tage bezw. bei Zimmertemperatur, bei niedriger und bei hoher Temperatur auf einer Saccharose-Lösung kultivirte. Darauf beobachtete er die drei Portionen während einiger Stunden bei derselben Temperatur, und zwar bei Zimmertemperatur. Es scheint mir zweifelhaft, dass die hier auftretenden Veränderungen wirklich durch den Temperatur*wechsel* verursacht sind; unstreitig ist dieser Fall nicht

1) E. Ziegenbein. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXV, Seite 603, 1893.

2) W. Palladin. Revue générale de botanique, t. XI, pag. 241, 1899.

vergleichbar mit dem, was sich bei meinen Experimenten ergab.

Zuletzt gibt es eine Abhandlung von Zalenski[1]) von welcher ich nur ein Referat lesen konnte, weil die Ausführungen auf Russisch gehalten waren. Einzelkeiten fehlen desshalb völlig. Der Autor kommt zu dem Schlusse, dass eine Erwärmung während $2^1/_2$ Stunden auf 38°,8, die Atmung stark steigert, wenn man sie beurteilt infolge Beobachtungen, welche 4—6 Stunden nach der Erwärmung bei Zimmertemperatur angestellt werden; die Steigung nimmt jedoch ab, je nachdem man später beobachtet und nach 6 Tagen ist das Resultat wieder wie zuvor. Als Objekte benutzte er *Gladiolus*-Zwiebeln. „Bei längerer Erwärmung bis 38°—40° C. fängt die Athmungsenergie der Zwiebeln an langsam abzunehmen," sagt Zalenski in seinem Referat weiter.

Nur die von Ziegenbein angewandte Methode ist der meinigen einigermassen vergleichbar und seine Resultate entsprechen den meinigen. Ich habe an erster Stelle den Einfluss der Veränderung der Temperatur beobachtet bei Temperaturen, bei welchen keine schädliche Wirkung vorauszusetzen war, durch Beobachtungen bei 5°, nachher bei 25° und darauf wieder bei 5°. Ich gebe hier die Zeiten an, in welchen die einzelnen Temperaturen erreicht waren, um dadurch zu zeigen, wie schnell der Temperaturwechsel stattfand:

Zeit	Temperatur	Zeit	Temperatur
11—17′	5°	12—50′	20°
11—40′	20°	1—00′	10°
11—45′	25°	1—06′	6°
von 11-45′ bis 12-45′	25°	von 1-53′ bis 2-53′	5°

1) W. Zalenski. Memoiren des Instituts für Land- und Forstwirtschaft in Nowo-Alexandria, Bd. XV. (Russisch). Referat im Botan. Centralblatt, Bd. XCV, Seite 251, 1904.

Hieraus geht hervor, dass durch den Ersatz von warmem Wasser durch kaltes, die Temperatur in 15 Minuten 15° fiel

Die Atmung betrug { vor der Erwärmung 7,8 m.gr.
nach der Erwärmung 8,4 m.gr.

also eine sehr unbedeutende Steigung, ganz verschieden von dem Resultat der Palladin'schen Beobachtungen; die Uebereinstimmung zwischen der Atmung in beiden Fällen ist so gross, dass daraus gefolgert werden kann, dass durchaus kein Einfluss vorhanden sei.

Ein Versuch, bei welchem Erwärmung von 20° bis auf 30° stattfand, ergab dasselbe Resultat; hingegen zeigte sich bei Steigung der Temperatur bis auf 40° ein bedeutender Rückgang, wie die Tabelle IV (Seite 185) zeigt. Ausserdem war es nun nötig zu untersuchen, wie lange nach der Erwärmung das Minimum der CO_2-Abgabe auftrat, weil dies der Punkt ist, der in den verschiedenen Versuchen vergleichbar ist. Ich habe mit Rücksicht darauf die Atmung während längerer Zeit verfolgt und erzielte die folgenden Resultate:

Tabelle III. Versuch LXXIV.

Beobachtungs-Zeitabschnitte.	Temp.	m.gr. CO_2.
8,05— 9,05	20°	31,6
9,40—10,50	40°	
11,40—12,40	20°	26,6
12,40— 1,40	„	23,7
1,40— 2,40	„	25,0
3,13— 4,13	„	27,0
4,13— 5,13	„	28,3
5,13— 6,13	„	28,9

Hieraus geht hervor, dass in der dritten Stunde nach der Periode von hoher Temperatur ein Minimum erreicht

wird; dass darauf die Temperatur langsam zunimmt und dass ungefähr 8 Stunden nach jener Periode die ursprüngliche Höhe wieder erreicht ist, was der Versuch LXXI noch deutlicher aufweist.

Ich füge hier eine Tabelle ein, aus welcher sich der Einfluss der verschiedenen Temperaturen zeigt:

Tabelle IV.

Erwärmt während 1 Stunde bis auf	CO_2-Abgabe pro Stunde bei 20° in m.gr.	
	vor der Erwärmung	nach der Erwärmung
45°	28,1	12,9
43°	29,5	14,8
40°	28,1	22,5
35°	29,5	28,1
30°	27,6	30,4

Für die dritte Spalte in dieser Tabelle ist die niedrigste der beobachteten Zahlen benutzt worden. Eine Temperatur von 40° wirkt bestimmt ungünstig, 35° hat nur einen geringen Einfluss und 30° einen günstigen, so dass auch hier von einer schädlichen Wirkung von Temperaturen unter 35°, welche ich nach dem, was ich Seite 181 bemerkte hätte erwarten können, nichts wahrnehmbar war. In Bezug auf den Einfluss des Temperaturwechsels zeigt es sich, dass meine Beobachtungen überein stimmen mit den Ziegenbein'schen, d. h. Erwärmung bis auf nichtschädliche Temperaturen (30°—35°) hat keinen und Erwärmung auf höhere Temperaturen einen ungünstigen Einfluss. Die geringe Steigerung bei 30° möchte ich noch nicht direkt als den Beweis eines günstigen Einflusses auffassen; es ist sehr wohl möglich, dass 27,6, die Abgabe vor der Erwärmung, niedrig ist durch zu frühe

Beobachtung, während 30,4 eine Zahl ist, welche ganz normal auch für 20° gefunden werden könnte.

Ich setzte nun voraus, dass der Einfluss, welchen verschiedene *Zeiten* der Erwärmung haben würden, ungefähr auf dieselbe Weise der Zeit entsprechen musste, wie der Rückgang bei aufeinanderfolgenden Beobachtungen unter dem Einfluss einer konstanten Temperatur mit dieser Zeit zusammenhing, dass also die graphische Vorstellung denselben Typus der Kurve zeigen musste.

Um das zu untersuchen wählte ich 43° als Temperatur, weil hier der Einfluss sehr stark ist, und andrerseits vom Absterben der Zellen nicht die Rede ist, worauf bei 45° wenigstens mehr Aussicht besteht.

Es ist sehr schwer zu bestimmen, wann gerade 43° erreicht ist; darum bildet die Dauer der Erwärmung keine schöne Reihe; ich habe einfach angenommen, dass 12 Minuten, nachdem das Thermometer im Gefäss 43° aufwies, auch die Erbsen auf diese Temperatur gekommen sind, wie aus den thermo-elektrischen Beobachtungen zu schliessen war. Es macht bei diesen Experimenten gar wenig aus, dass die Temperatur der Objekte 0,1° oder 0,2° niedriger bleibt. Natürlich soll der Temperaturwechsel möglichst schnell vor sich gehen, weil sonst die schon bei 35°—43° schädliche Temperatur zu viel Einfluss ausüben würde.

Die erste Bestimmung wurde denn auch so ausgeführt, dass bis auf 43° erwärmt wurde und gleich darauf die Abkühlung stattfand; dieser Versuch zeigt also den Rückgang für die Zeit 0.

Die Abkühlung geschah durch Ersatz des warmen Wassers durch kaltes und verlief sehr schnell; ich gebe hier noch einmal als Beispiel die Zeitpunkte, an welchen in dem obenerwähnten Versuch die einzelne Temperaturen erreicht wurden.

Zeitp.	11.07;	11.21;	11.27;	11.37;	11.39;	11.45;	11.55.
Temp.	20°	35°	41°	43°	40°	30°	22°

In der hierunter folgenden Tabelle sind bequemlichkeitshalber die Zahlen so umgerechnet, dass die Atmung vor der Erwärmung auf 30 m.gr. angesetzt ist:

Tabelle V.

Erwärmung bis auf 43° während	CO_2 Abgabe in m gr. pro Stunde bei 20°	
	vor der Erwärmung	nach der Erwärmung
0 Min.	30	26,4
20 „	30	20,7
40 „	30	17,0
72 „	30	15,0
95 „	30	13,9

Stellt man das Verhältnis zwischen Zeit und Resultat des Atmungsprozesses nach der Erwärmung graphisch dar, so ersieht man aus der Figur 10, dass sich hier wieder eine logarithmische Kurve zeigt. Die Abscissen entsprechen der Dauer der Erwärmung, die Ordinaten den Zahlen der letzten Spalte der obenstehenden Tabelle.

Wie schon gesagt, wird der schädliche Einfluss nach und nach wieder beseitigt so dass nach 8 Stunden die ursprüngliche Höhe wieder erreicht ist, wenigstens bei Erwärmung bis auf 40° während 1 Stunde.

Bei einer Erwärmung während $1^1/_2$ Stunden bis auf 43° währt dies offenbar viel länger; ich fand diesbezüglich folgendes:

Die Temperatur war 43°	von	11.08—	12.40		
Atmung bei 20°	„	2.45—	3.45	13,2	mgr. CO_2
„ „	„	3.45—	4.45	13,6	„ „
„ „	„	8.03—	9.03	15,2	„ „

Nach 8 Stunden war folglich erst eine kleine Zunahme nachweisbar.

Ich habe denselben Versuch noch einmal angestellt für Erwärmung bis auf 40° während einer halben Stunde

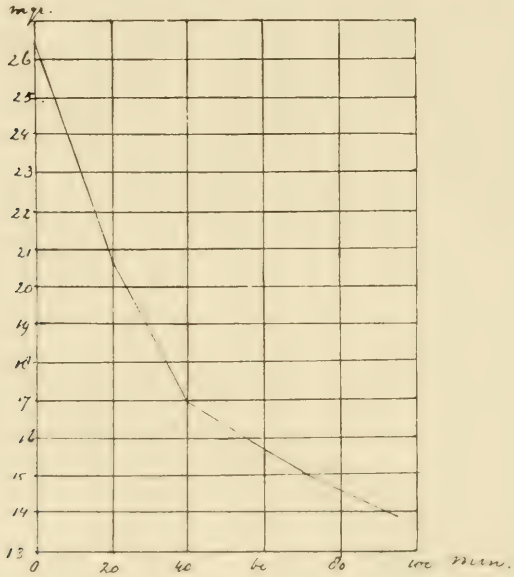


Fig. 10. **Atmung bei 20° nach ungleich langer Erwärmung bis 43° C.**

und fand 7 Stunden als die zur Wiederherstellung der ursprünglichen Intensität nötige Zeit.

Offenbar wird diese Zeit mehr von der Temperatur als von der Dauer der Erwärmung beeinflusst.

Hingegen stimmen alle Experimente darin mit einander überein, dass nach 2 Stunden das Minimum erreicht ist und darauf die Steigung eintritt. Während dieser Zeit bleibt also der Atmungsmechanismus offenbar in seinem beschädigten Zustande. Ich habe dies auch dadurch feststellen können, dass ich zuerst die Erbsen erwärmte bis

auf 43°, sie darauf während $2^1/_2$ Stunden auf 20° erhielt und sie nachher wieder bei 43° beobachtete. (Versuch LXXX).

Die CO_2-Abgabe, welche ich während dieser letzten Beobachtung feststellte, entspricht ungefähr derjenigen, welche ich hätte erwarten dürfen, wenn ich sofort während der 2ten Stunde bei 43° beobachtet hätte; diese Quantität kann nämlich berechnet werden, wenn man als Verhältnis zwischen der 1en und der 2ten Stunde eine Zahl annimmt, welche sich aus früheren Beobachtungen herleiten lässt.

Verhältnis: 1e St. : 2e St. bei 45° = 1,5 (Versuch XLIV)
„ 1e St. : 2e St. bei 40° = 1,3 „ XL)

Hieraus ergibt sich für Versuch LXXX ein Verhältnis von ungefähr 1,4.

Die Resultate der oben beschriebenen Versuche mit *Pisum sativum* sind also folgende:

Die Regel von Van 't Hoff trifft zu für die Temperaturen von 0°—20°; der Koeffizient ist 2.8.

Von 0°—10° ist die Atmung konstant während der 6 Beobachtungsstunden; bei 15° und 20° steigt sie; bei 25° und 30° ist der Gang unregelmässig, von 35° an tritt ein Rückgang ein, welcher zunimmt je nach der Steigung der Temperatur. Der Rückgang in aufeinanderfolgenden Stunden zeigt eine logarithmische Kurve.

Dieser logarithmische Rückgang lässt sich auch feststellen bei aufeinanderfolgenden kürzeren Beobachtungszeitabschnitten.

Das Optimum wechselt mit der Beobachtungszeit und fällt schon für halbstündliche Beobachtungen mit dem Maximum zusammen.

Temperaturwechsel als solcher hat keinen Einfluss; er hat einen Rückgang der Atmungsintensität zur Folge, wenn die Temperatur an und für sich schädlich ist.

§ 2. Versuche mit *Lupinus luteus.*

Die Samen wurden auf ähnliche Weise behandelt wie die von *Pisum;* auch wurden mehrere Besonderheiten, welche für *Pisum* vorher untersucht waren, bei *Lupinus* berücksichtigt, in sofern sie mit der Methode in irgend einer Beziehung standen.

Die Samen wurden zu den Versuchen benutzt nach einer Keimung von 4 Tagen: 1 Tag im Wasser und 3 Tage in Sägespänen. Im Allgemeinen glaubte ich bemerken zu können, dass *Lupinus* weniger gut keimte und viel unregelmässiger wuchs als *Pisum.* Ich säte desshalb grössere Mengen aus, um besser 100 Pflanzen von mittlerer Entwicklung wählen zu können. Auch bei *Lupinus* nahm ich jedesmal 100 Pflänzchen, von welchen nachher das Gewicht bestimmt wurde. *Lupinus* ist ausserdem höheren Temperaturen weniger gewachsen; nach 6 Stunden bei 45° z. B. war der Turgor teilweise schon verschwunden und waren die Wurzeln bräunlich; in Sägespäne gelegt, wuchs nur ein geringer Teil weiter, während die Wurzeln fast ausnahmslos zu Grunde gingen.

Ich habe untersucht, ob die bei *Pisum* erzielten Ergebnisse sich auch für *Lupinus* bewährten. Die Zahl der Versuche ist hier kleiner gewesen, weil es sich nur darum handelte, den allgemeinen Verlauf festzustellen.

In nachstehender Tabelle teile ich die unter verschiedenen Temperaturen in aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten gefundenen Zahlen mit:

Tabelle VI.

Temp	CO_2-Abgabe in m.gr. während der						im Mittel pro Stunde
	1en St.	2ten St.	3ten St.	4ten St.	5ten St.	6ten St.	
5°	5,2	5,4	5,0	4,5	4,5		4,9
10°	8,0	7,8	7,8	8,2	8,5	8,2	8,1
15°	11,2	12,2	13,4	13,4	13,6	13,2	12,9
20°	20,9	21,9	22,9	22,5	21,1	21,5	21,8
25°	30,5	31,6	30,5	29,9	28,3	27,9	
30°	37,9	37,1	34,7	34,6	32,4	31,8	
35°	43,8	43,3	42,1	41,4	41,0	39,3	
40°	58,0	49,7	45,1	41,8	42,3	42,1	
45°	57,1	42,3	35,8	34,9	34,0	31,4	
50°	49,9	12,0	5,7				

Weil weniger Versuche angestellt wurden sind die Ergebnisse weniger zuverlässig.

Bei 5° und 10° zeigt sich auch hier die Atmung konstant. Bei 15° dagegen ersieht man eine ganz deutliche Steigung; dieser Verlauf stimmt also ganz mit dem bei *Pisum*. Bei 20° ändert sich die Kurve; zuerst tritt eine Zunahme, nachher ein Rückgang auf; zwar zeigt sich diese Erscheinung auch einigermassen bei *Pisum*, allein dort wird der Höhepunkt erst später, gewöhnlich nach 6 Stunden erreicht. Dessenungeachtet habe ich bei 20° für die Berechnung des Mittelwertes alle Zahlen von einer Versuchsreihe von 6 Stunden benutzt. So finde ich für die Temperaturen von 5°—20° aus *allen* Zahlen folgende Werte:

Temp	5°	10°	15°	20°.
m.gr. CO_2	4,9	8,3	12,9	21,2.

Hieraus ergeben sich diese Verhältnisse:

$$\frac{A_{15}}{A_5} = \frac{12,9}{4,9} = 2,6 \qquad \frac{A_{20}}{A_{10}} = \frac{21,2}{8.3} = 2,6$$

Wenn wir des Weiteren das Verhältnis $\frac{A_{25}}{A_{15}}$ bestimmen und für A_{25} den Mittelwert der in der ersten Stunde beobachteten Quantitäten annehmen, ergibt sich als Quotient 2,5 so dass für *Lupinus* die Regel von Van 't Hoff zutrifft von 0° bis 25° mit dem Koeffizient 2,5. Bestimmen wir dieselben Verhältnisse aus den Ergebnissen von Clausen, [1]) so finden wir.

$$\frac{A_{10}}{A_0} = 2{,}5; \quad \frac{A_{15}}{A_5} = 2{,}5; \quad \frac{A_{20}}{A_{10}} = 2{,}4; \quad \frac{A_{25}}{A_{15}} = 1{,}7.$$

Der Koeffizient ist folglich ziemlich gleich, allein das Verhältnis bei 25° weist eine niedrigere Zahl auf. Vielleicht hat Clausen die Beobachtung länger hinausgeschoben, sodass er desshalb einen geringeren Wert fand; oder, ist vielleicht die Differenz hierauf zurückzuführen, dass er ältere Keimpflanzen benutzte und dieselben andre Verhältnisse zu sehen gaben?

Es besteht jedoch noch eine andre Möglichkeit. Bei 25° verläuft die Atmung oft unregelmässig; es wäre möglich dass Clausen eben einen der niedrigsten Werte beobachtet hat.

Ein einziges Mal habe ich dieselben Pflanzen zuerst bei 10°, nachher bei 20° (Versuch XCVIII) beobachtet; ich fand da den Quotienten = 2,7. Offenbar ist in diesem Fall 25° die Temperatur, bei welcher der Verlauf am unregelmässigsten ist; die Zahlen in der Tabelle VI weisen z. B. einen ziemlich regelmässigen Rückgang auf; aber ein ganz andres Bild gibt Versuch CVIII. Dort findet man:

für 25°: 33,7 29,5 32,1 29,5 mgr.

in 4 aufeinanderfolgenden Stunden.

Bei höheren Temperaturen finden wir einen konstanten Rückgang; bei 30° und 35° ist er ziemlich regelmässig;

1) Clausen l. c. Seite 901.

die Kurve zeigt verhältnismässig kleine Abweichungen von der Geraden, und erst bei 40° tritt ein Rückgang auf, welcher auf einen logarithmischen Verlauf hinweist. Die Kurven sind weniger fliessend, was ich teilweise zurückführe auf die geringere Anzahl der Versuche, wodurch meine Ansicht über dieses Material weniger fest steht, teilweise auf den unregelmässigen Verlauf der Keimung und auf andre Ursachen.

Die Mittelwerte aller meiner Beobachtungen ergeben für die verschiedenen Temperaturen folgende Abgaben:

Temp.	25°	30°	35°	40°	45°	50°
mgr. CO_2	32,3	37,9	49,5	54,5	55,0	49,9.

Hieraus ergibt sich ein Optimum zwischen 40° und 45°. Wenn ich jedoch neben die Mittelwerte jedesmal die höchsten und niedrigsten Werte stelle, zwischen denen die Atmung schwankt, so wird es sich zeigen, dass auch hier bei Beobachtungen von 1 Stunde das Optimum ganz zweifelhaft ist.

Tabelle VII.

Temp.	Min.	Max.	im Mittel.
35°	43,2	55,2	49,5
40°	51,1	58,0	54,5
45°	53,7	57,1	55,0

Die niedrigste Grenze liegt also am höchsten für 45°, die höchste für 40°, während der Mittelwert wieder bei 45° am höchsten ist.

Auch eine derartige Betrachtung der Zahlen zeugt am meisten für ein Optimum bei 45°.

Auch halbstündliche Beobachtungen ergeben die grösste Abgabe bei 45°; nämlich 40° . . . . 26,9 mgr.
45° . . . . 30,1 mgr.

Wie ich schon früher ausführte ist ein Verbleiben in einer Temperatur von 45° für die meisten der Pflanzen tödlich; offenbar liegt die grösste Abgabe nahe an der Temperaturgrenze des Lebens.

Beobachtungen während der zweiten Stunde zeigen ein Optimum bei 40°. Das hat auch Clausen gefunden, wobei jedoch bemerkt werden sollte, dass bei ihm die Abgabe bei 50° recht viel geringer ist, weil er die Objekte zuerst während 2 Stunden auf dieser Temperatur erhielt.[1])

In zweierlei Hinsicht entspricht also der Verlauf der Atmung bei *Lupinus* der Blackman'schen Ansicht.

Es bleibt noch übrig die Grösse der Uebereinstimmung in der dritten Hinsicht zu untersuchen; d. h. in wiefern aus den für aufeinanderfolgende Stunden bei 40°, 45° und 50° gefundenen Zahlen durch Extrapolation Werte zu berechnen wären, welche den nach der Regel von Van 't Hoff theoretisch bestimmten entsprechen.

Auch hier trifft was ich für *Pisum* gesagt habe zu: eine wie Tafel II für *Pisum* konstruierte Figur gibt genau dasselbe Bild; nur findet die Steigung der theoretischen Werte nicht so schnell statt, weil der Koeffizient für 10° niedriger ist. Tafel III, obgleich für *Triticum* konstruiert, gilt im Allgemeinen auch für *Lupinus*.

§ 3. Versuche mit *Triticum vulgare*.

Um von dieser Art geeignete Keimpflanzen zu bekommen, folgte ich einer etwas andren Methode als bei den vorigen Objekten. Zuerst wurden die Samen einen Tag ins Wasser

1) Clausen. l. c. Fussnote Seite 903.

gelegt und nachher auf Sägespäne gebracht. Diese Sägespäne befanden sich in flachen glasierten Schüsseln, wodurch es möglich war sie sehr feucht zu erhalten. Ich nahm soviel Wasser, dass sich beim Schräghalten der Schüsseln bald an der niederen Seite Wasser ansammelte. Auf diese Sägespäne wurden die eingeweichten Körner derart ausgebreitet, dass sie nicht von den Sägespänen bedeckt wurden, weil es sonst schwer wurde die Keimpflanzen in kurzer Zeit in genügender Zahl herauszunehmen. Wenn der Feuchtigkeitsgehalt der richtige ist, dringen die Wurzeln nicht in die Sägespäne, sondern heben die Körner in die Höhe, sodass man nach 3 Tagen die ganze gekeimte Masse stückweise aus den Schüsseln entfernen kann, weil die Wurzeln derart durch einander gewachsen sind, dass die Keimpflanzen gleichsam verflochten sind. Durch Schütteln auf einem Siebe reinigte ich diese Massen, liess das Wasser eine Zeit lang abtröpfeln und schüttete Alles aus auf Filtrierpapier, wodurch noch ein gewisses Quantum Wasser beseitigt wurde. Darauf wog ich 50 Gr. ab.

Ich bediente mich bei *Triticum* einer kleineren Anzahl Aluminiumplatten in dem Atmungsgefäss und stellte sie mit grösseren Zwischenräumen auf: auf diese Weise kann die Luft besser zirkulieren. *Triticum* ist ein weitaus konstanteres Material als *Lupinus*.

Da ich weder mit *Lupinus* noch mit *Triticum* Versuche angestellt habe, welche über einen längeren Zeitraum verteilt waren, kann ich über die Frage ob diese Samen durch das Aufbewahren veränderen, nicht urteilen; da die Zeit zwischen dem ersten und dem letzten Versuch kürzer ist als bei *Pisum* der Fall war, tut das auch weniger zur Sache.

Die *Triticum*-Keimpflanzen erreichen durch die feineren Wurzeln und die geringere Dimension der Körner wahrscheinlich eher die Temperatur der Umgebung als die andren Pflanzen; auch bei höheren Temperaturen verliefen gewöhn-

lich nur 10—15 Minuten zwischen dem Anfang des Versuches und dem Augenblick in welchem das Thermometer den gewünschten Wärmegrad aufwies.

Auch mit *Triticum* habe ich verhaltnismässig nur wenig Versuche angestellt; ich wünschte nur die bei *Pisum* erzielten Ergebnisse an sehr stärkehaltigen Samen zu verifizieren.

Die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht der Atmung bei um je 5° steigenden Temperaturen. Die Mittelwerte sind für 15°, 20°, 25° und 30° aus den Zahlen der ersten drei Stunden bestimmt worden.

TABELLE VIII.

Temp.	CO_2-Abgabe während der						im Mittel pro Stunde:
	1en St.	2ten St.	3ten St.	4ten St.	5ten St.	6ten St.	
0°	4,4	4,4					4,4
5°	7,6	7,2					7,4
10°	11,0	11,2					11,1
15°	21,3	22,0	22,0	22,9	22,4	22,4	21,8
20°	26,9	27,3	27,1	28,1	28,7		27,1
25°	36,4	36,4	36,4	39 2	40,8	40,8	36,4
30°	45,7	46,1	47,3	50,3	49,7	50,5	46,1
35°	48,2	44,6	49,7	46,2	47,7	46,8	
40°	51,8	45,4	42,4	28,2	36,4	35,8	
45°	48,7	40,4	33,7	29,7	26,7	24,8	
50°	42,2	22,0	12,4	10,0	9,2	8,8	

Bestimmen wir an erster Stelle wieder das Verhältnis der Intensitäten bei Temperatur-Differenzen von je 10°, so finden wir:

$$\frac{A_{10}}{A_0} = \frac{11,4}{4,4} = 2,6. \qquad \frac{A_{15}}{A_5} = \frac{19,6}{8,2} = 2,4.$$

$$\frac{A_{20}}{A_{10}} = \frac{26,4}{11,4} = 2,3. \qquad \frac{A_{25}}{A_{15}} = \frac{37,4}{19,6} = 1,9.$$

Die Mittelwerte sind aus allen zur Verfügung stehenden Zahlen berechnet worden.

Bei Clausen[1]) finden wir:

$$\frac{A_{10}}{A_0} = 2{,}9. \quad \frac{A_{15}}{A_5} = 2{,}4. \quad \frac{A_{20}}{A_{10}} = 2{,}1. \quad \frac{A_{25}}{A_{15}} = 1{,}9.$$

Im Allgemeinen also ein ähnliches Resultat: die Regel von Van 't Hoff trifft bei *Triticum* zu für 0°—20°. Die etwas abweichenden Verhältnisse bei Clausen sind vielleicht auf die Anwendung von etwas älteren Pflanzen zurückzuführen. Es ist bemerkenswert, dass ebensowohl bei mir als bei Clausen die Quotienten kleiner werden bei höherer Temperatur; bei keinem der andren Objekte zeigt sich dieser Rückgang so deutlich als hier.

Die Verhältniszahlen sind ziemlich zuverlässig, da im Versuch CXIX dieselben Pflanzen dienten für Bestimmungen für 5° und 15°, in den Versuchen CXVII und CXVIII dieselben für 10° und 20° und da hier dieselben Quotienten gefunden wurden, während die Vergleichbarkeit der Zahlen grösser ist.

In Bezug auf die Atmung bei 0°—10° habe ich nicht mehr als je 2 aufeinanderfolgende Bestimmungen vorgenommen; über das Konstant-bleiben der Atmung kann ich daraus also kein Urteil bilden, aber nach Analogie mit den andren Objekten, glaube ich wohl darauf schliessen zu dürfen.

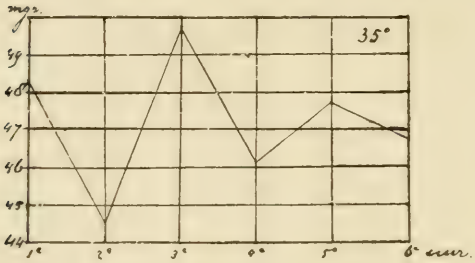
Die Beobachtungen bei 15°, 20°, 25° und 30° ergeben alle ein ähnliches Bild, nämlich: eine der Temperatur entsprechende Steigung. Auf Grund der Grösse dieser Steigung habe ich hier den Mittelwert aus den ersten drei Beobachtungen berechnet.

Bei 35° ändert sich plötzlich der Verlauf: die Figuren 11 und 12 zeigen Kurven, welche konstruiert worden

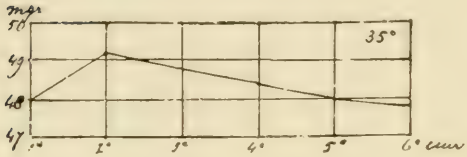
---

1) Clausen. l. c. Seite 904.

sind nach den zwei bei dieser Temperatur angestellten Bestimmungen. Die Figur 11 zeigt eine typisch schwankende Kurve: hieraus ersieht man eine deutliche Schwankung um einen Mittel herum, dessen Höhe ungefähr von den drei zuletzt beobachteten Mengen angegeben wird. Die Figur 12 zeigt eine Kurve, aus welcher die starken Abweichungen verschwunden sind und welche praktisch weder steigt noch fällt.



Figur 11. Atmung bei 35° C.



Figur 12. Atmung bei 35° C.

Bei 40° zeigt sich der immer wieder eintretende regelmässige logarithmische Fall, obgleich auch hier in den letzten Stunden Schwankungen eintreten (Versuch CXIII), welche erinnern an dasjenige, was bei *Pisum* bei ungefähr 35° oder 37°,4 zu beobachten war.

Der logarithmische Rückgang ist bei 45° und 50° ganz regelmässig.

Zur besseren Beurteilung der Frage des Optimums gebe ich hierunter (Tabelle IX) für 40°, 45° und 50° alle vorhandenen Beobachtungen.

Tabelle IX.

Temp.	Beobachtete CO_2-Abgabe während der 1en Stunde.	Durchschnitt.	CO_2-Abgabe in der ersten Halbstunde.
40°	47,3 51,8 60,5	53,8	31,9
45°	48,7 48,6 59,8	52,4	31,0
50°	42,4 52,8 45,5	46,8	31,1

Die in der letzten Spalte erwähnten Beobachtungen wurden an 2 aufeinanderfolgenden Tagen gemacht mit Pflanzen, welche sehr gleichmässig und unter fast genau ähnlichen Bedingungen gekeimt waren. Eine andre Reihe ergab für 40°, 45°, 50° bezw. 25,2, 25,6 und 29,2 m.gr. Es kommt mir vor, dass aus den 1-stündlichen Beobachtungen gefolgert werden darf, dass die Intensität bei 40° und 45° dieselbe ist, während sie bei 50° ohne Zweifel geringer ist, was auch hervorgeht aus einer Vergleichung der unteren und oberen Grenze.

Aus der für die ersten Halbstunden bestimmten Zahlenreihe geht schon hervor, dass kein bedeutender Unterschied für verschiedene Temperaturen zu beobachten ist; aus der andren Reihe zeigt sich, dass das Optimum, wenn es wenigstens ein solches gibt, nahe beim Maximum liegt. Der starke Fall bei 50° weist auf eine bald auftretende Beschädigung hin, welche nach 6 Stunden deutlich wahrnehmbar war. Wahrscheinlich eignet dieses Objekt sich auch gut zur Demonstration der vollständigen Verschieb-

barkeit des sogenannten Optimums. Clausen findet, Dank der längeren Erwärmung auf 40° u. s. w. vor dem Auffangen der CO_2 [1]) ein ausgesprochenes Optimum bei 40°.

Die Tafel III zeigt das Benehmen von *Triticum*, nach der Blackman'schen Theorie. Das Bild ist dem für *Pisum* ähnlich: nur ist der Koeffizient für 10° etwas niedriger.

§ 4. Versuche mit *Crepis biennis*.

Um mit einem ganz andren Objekt zu arbeiten habe ich endlich eine Reihe Versuche angestellt mit Blütenköpfchen einer Komposiete. Hierbei hat man nicht weiterwachsende Pflanzenteile, welche wenig Reserve-Nahrung enthalten. Ich bediente mich der Blütenköpfchen von Crepis biennis, welche eben aufgebrochen waren und schnitt sie so ab, dass noch ungefähr ½ c.M. des Blumenstiels daran übrig blieb. Meine Absicht war nur zu untersuchen ob hier ein Rückgang wahrnehmbar sei; folglich habe ich nur bei höheren Temperaturen untersucht. Zu einer regelmässigen Untersuchung braucht man grössere Mengen Material so dass nicht die Aussicht besteht, dass man seine Versuche einstellen muss, wegen des Abmähens der Wiesen. Eben dieses Abmähen war die Ursache, dass fortgesetzte Versuche unmöglich wurden.

Für jeden Versuch wurden 50 gr. Blüten benutzt. Beschädigung trat schon nach 1 oder 2 Stunden bei 45° ein, nach 5 Stunden waren die Köpfchen grösstenteils abgestorben. Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass die Versuche nicht mit genügender Genauigkeit angestellt worden sind; allerlei Unregelmässigkeiten kommen vor. Folgende Tabelle enthält die Ergebnisse aller Versuche:

---

1) Clausen. l. c. Seite 905.

Tabelle X.

Temp.	CO_2-Abgabe in der					
	1en St.	2ten St.	3ten St.	4ten St.	5ten St.	6ten St.
30°	82,2	77,2	71,3	67,7	67,8	65,8
35°	101,6	99,8	92,1	86,5	85,3	80,7
40°	105,1	95,8	86,9	78,8	72,7	71,7
	117,6	114,9	85,8	82,7	79,7	
45°	132,7	93,3	53,1	26,5	11,5	4,4
50°	70,5	10,8				

Immer tritt Rückgang ein, sogar bei 30° ist derselbe noch ziemlich bedeutend. Bei 40° und 45° ist dessen Verlauf eine gleichsam gerade Linie; von einem logarithmischen Fall ist nichts wahrzunehmen.

Nach den in den ersten Stunden angestellten Beobachtungen liegt das Optimum bei 45°, also wieder höher als Clausen [1]) und Ziegenbein [2]) es für diese Blüten fanden; beide Autore bestimmen es auf 40°.

Wie schon gesagt, hatten diese Versuche keinen andren Zweck als zu untersuchen, ob sich bedeutende Abweichungen zeigten im Vergleich mit den andren Objekten; durch diese Beobachtungen ist entschieden bewiesen, dass dies nicht der Fall ist.

---

1) H. Clausen. l. c. Seite 906.

1) E. Ziegenbein. l. c. Seite 597.

FÜNFTER ABSCHNITT.

Besprechung der Resultate.

Bei den Objekten, wo ich auch bei niedrigren Temperaturen beobachtet habe, im Allgemeinen unter 25°, gibt sich mehr oder weniger dieselbe Erscheinung kund, nämlich dass die Atmung konstant bleibt, wenn man während 6 aufeinanderfolgender Stunden bei einer konstanten Temperatur unter 10° beobachtet; macht man dasselbe bei konstanten Temperaturen zwischen 15° und 20°, so findet man für die letzte Stunde eine grössere Intensität als für die erste; die aufeinanderfolgenden Stunden weisen eine regelmässige Steigung auf. Bei *Pisum* und *Lupinus* ist die Zunahme schwach, bei *Triticum* bedeutender.

Schon vorher habe ich mitgeteilt, dass ich auch sehr geringe Differenzen als Zunahme betrachten zu dürfen glaube, der Differenz halber, welche man beobachtet bei Vergleichung des Herganges bei verschiedenen Gruppen von Temperaturen. Die Frage, was diese Steigung zu bedeuten hat, hat mich schon bald beschäftigt, da die provisorischen Versuche, bei welchen immer *Pisum* das Versuchsobjekt war, alle bei 20° oder 21° angestellt wurden. Wie ich schon im vorigen Abschnitt (Seite 165) ausführte, zeigte die Atmung bei 20° eine Kurve mit einem Maximum; der Feuchtigkeitsgehalt hatte auf diese Erscheinung einen ausgesprochenen Einfluss, denn nachdem die Wasserbehälter in das Atmungsgefäss gestellt waren, verschob sich dieser Höhepunkt bis an das Ende der 6ten Stunde.

Wurde vielleicht dieser Hergang beeinflusst von der Zeit, während welcher die Erbsen in dem Apparat verblieben? Um dies zu untersuchen, stellte ich Versuche an, bei welchen ich die Pflanzen 3 Stunden in dem Apparat liess, bevor ich zur Beobachtung schritt; es ergab sich jedoch kein positives Resultat. Die Ergebnisse waren zu abwechselnd um daraus irgendein Schluss zu ziehen; der hauptsächlichste Eindruck war, dass die Dauer dieses vorläufigen Verbleibens in dem Apparat von wenig Bedeutung war; d. h. dass man nachher in den Beobachtungsstunden doch wieder ein Maximum auftreten sah.

Annehmbarer war eine andre Hypothese, dass nämlich die Erscheinung zurückzuführen sei auf einen bestimmten Gang der Atmung am vierten Keimungstage und dass folglich die Atmungsintensität abhängig ist vom Stadium der Keimung.

Die fortgesetzten Versuche geben mir keinen Anlass an irgendeinen Einfluss des Apparats zu denken; eine günstige Wirkung der Temperatur ist kaum vorauszusetzen; wodurch würde dann später ein Rückgang eintreten? Dass dieser Rückgang eintritt, geht hervor aus Versuchen, welche ich 10 und sogar 16 Stunden dauern liess; die letzten Stunden lieferten in diesem Falle gewöhnlich eine Abgabe, welche unter dem anfangs erreichten Maximum lag; beim Vergleich wiesen diese Stunden auf Konstant-verbleiben oder geringfügigen Rückgang hin. Schliesslich habe ich ein einziges Mal die Atmung während 24 Stunden verfolgt; anfangs beobachtete ich jede Stunde, nachher mit Zwischenräumen von 2 Stunden. Das Resultat war folgendes:

8 Sept.	10.01—11.01	30,8	m.gr.
	11.01—12.01	33,0	„
	12.01— 1.01	33,4	„
	1.01— 2.01	33,9	„

8 Sept.	2.01— 3.01	35,4 m.gr.
	4.01— 5.01	35,2 „
	7.04— 8.04	34,8 „
	10.23—11.23	32,1 „
9 Sept.	1.39— 2.39	32,1 „
	4.50— 5.50	30,8 „
	8.00— 9.00	29,9 „

Der Anfang entspricht ganz dem Ergebnisse der früheren Beobachtungen: eine Steigung nach der 5ten Stunde; nachher nimmt die CO_2-Abgabe langsam ab, bis sie zuletzt geringer ist als beim Anfang.

Dasselbe Resultat erzielte ich auch bei 2 andren Versuchen.

Aus dem Versuch CXXXVI ergab sich: { 20 Aug. 29,8 m.gr. bei 20° / 21 Aug. 29,2 m.gr. bei 20°

Die Pflanzen waren am 20 Aug. nach Beendigung des Versuches sorgfältig in Sägespäne gelegt worden und wurden am folgenden Tag aufs neue benutzt.

Aus dem Versuch CXLI ergab sich: { 26 Aug. 33,9 m.gr. / 27 Aug. 31,2 m.gr.

Für diesen Versuch waren zu gleicher Zeit 2 Portionen Erbsen ausgesät worden; die Bedingungen waren für beide die gleichen, allein wurde die eine Portion einen Tag nach der andren benutzt. Dadurch erhielt ich auf verschiedene Weisen möglichst vergleichbares Material und immer nahm ich schliesslich den geringen Rückgang wahr.

In Bezug auf den Verlauf der Atmung während der Keimung fand ich nur Mitteilungen bei Godlewski[1]) und zwar sehr kurz gehaltene. In seinem Versuch XIII ist die CO_2-Abgabe am 4ten Tag grösser als am 5ten; Versuch XIV gibt den entgegengesetzten Erfolg. Ausserdem ist die Behandlung der Samen eine ganz andere, sodass diese

1) E. Godlewski. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIII, Seite 491, 1882.

Mitteilungen für den vorliegenden Fall nur wenig Wert haben.

Rischavi [1]) teilt mit, dass bei Vicia die Atmung während der Keimung 14 Tage konstant bleibt, vielleicht gilt dasselbe für mehrere Papilionaceae.

Wenn auch das Maximum der CO_2-Abgabe nicht immer in demselben Zeitpunkt auftritt, glaube ich dennoch dass die Voraussetzung eines Zusammenhangs mit dem Keimungsstadium ziemlich wahrscheinlich ist. Um in Bezug darauf ins Klare zu kommen sollten viel zahlreichere und vor allem länger dauernde Versuche angestellt werden, bei welchen eine automatische Verwechslung der Barytröhren durchaus nötig sein würde, weil es sonst unmöglich ist regelmässig während einiger Tage und Nächte ununterbrochen beobachten zu können. Die Zeit fehlte mir, mich mit dieser Sache eingehend zu beschäftigen. Für *Lupinus* habe ich keine besonderen Versuche in dieser Hinsicht angestellt; meiner Ansicht nach ist es wahrscheinlich dass diese Pflanze, als eine Papilionacee, sich ebenso benimmt. *Triticum* gibt ein andres Bild; meine eigenen Beobachtungen und auch die Literatur weisen darauf hin. Rischavi [2]) und Godlewski [3]) stellen beide fest, dass die Atmung bei *Triticum* während langer Zeit mit der Keimung zunimmt. Ich selbst fand für den 5ten Tag 28,8 m.gr.; mit denselben Pflanzen für den 6ten Tag 36,4 m.gr.

Betrachten wir vorläufig nur *Pisum*. Bei 15° und auch bei 20° zeigt sich eine Zunahme, welche bei 25° und 30° nicht länger festgestellt werden kann. Bei diesen Temperaturen zeigen sich die Schwankungen von denen Seite 170 die Rede ist. Es kommt mir vor, dass es ganz annehmlich

---

1) L. Rischavi. Landwirtsch. Versuchsstationen, Bd. XIX. 1876.
2) L. Rischavi. l. c.
3) Godlewski. l. c.

ist, dass schon dort die schädliche Wirkung, welche sie auch sein möge, die bei noch höheren Temperaturen den Rückgang verursacht, auftritt. Hier würden also zwei Bedingungen wirksam sein, welche einander die Wage halten.

Wie ich schon Seite 170 ausführte ist bei 25° und besonders bei 30° das Wachstum so stark, dass es mit blossem Auge beobachtet werden kann.[1] Im Allgemeinen entspricht starkes Wachstum erhöhter Atmungsintensität, sodass es nicht ausgeschlossen ist, dass die beiden eben erwähnten Bedingungen seien: starkes Wachstum und Beschädigung durch höhere Temperatur. Ich teile diese Voraussetzung nur desshalb mit, weil das Wachstum so auffallend stark ist. Bei 35° konnte der Rückgang schon ganz deutlich festgestellt werden. Ich habe nun eine Anzahl Versuche angestellt zwischen 30° und 40° eben um das Auftreten dieses schädlichen Einflusses nach und nach beobachten zu können. Die Tafel I gibt das Bild davon.

Ich will hier zuerst meine Ansicht über das Entstehen dieser Kurven mitteilen und nachher dieselbe an jedem einzelnen Fall demonstrieren. Meiner Ansicht nach haben wir es hier zu tun mit zwei über einander greifenden Prozessen, welche zusammen die CO_2-Abgabe bei normaler Atmung verursachen. Einer wird von der höheren Temperatur beeinträchtigt und zwar sofort sehr stark, der andre jedoch nimmt ziemlich gleichmässig zu während der Einwirkung der höheren Temperatur. Fig. 1 für 32°,6 zeigt noch dasselbe Bild, welches man bei 30° beobachtet, aber mit viel stärkeren Schwankungen und die erste Stunde hat einen bedeutenden Rückgang zur Folge. Bei 34° ist der anfängliche Rückgang noch bedeutender, allein

1) Auch nach Sachs und Köppen liegt das Optimum für das Wachstum zwischen 25° und 30°.

nach der ersten Stunde tritt ein heftiger Kampf zwischen Steigung und Fall ein. Bei 35° dauert der Fall schon in der Regel 2 Stunden, bisweilen dauert er fort, bisweilen hält die Neigung in die entgegengesetzte Richtung ihm die Wage. Bei 37°,4 nimmt die ungünstige Wirkung der Temperatur zu, und ist schon während ungefähr 3 Stunden überwiegend; darauf tritt eine Periode auf, während welcher die beiden Tendenzen einander gewachsen sind. Dieser Moment trifft noch später ein bei 39°, bei welcher Temperatur die Kurve fast logarithmisch verläuft; die beiden letzten Stunden weisen ähnliche Werte auf in Versuch CXXXII. Bei 40° zeigt sich, wie aus allen bis jetzt besprochenen Versuchen hervorgeht, der regelmässige logarithmische Rückgang. Ich habe jedoch diese Versuche noch länger fortgesetzt und daraus ersehen, dass nach 7 Stunden eine Steigung wahrnehmbar war, welche bis an das Ende, die 9te Stunde, anhielt (Versuch CXXX). Bei 43° dauerte der Rückgang während 10 Stunden regelmässig fort.

Es ist ausserdem nötig in meine Hypothese aufzunehmen, dass die Steigung des zweiten Prozesses, welche eine Funktion der Zeit ist, von der Temperatur beeinflusst wird und zwar bei höherer Temperatur geringer wird. Ich habe auch diese Erscheinungen besonders bei *Pisum* studiert; in den Versuchen mit *Lupinus* und *Triticum* finde ich höchstens Hindeutungen auf etwas Aehnliches. Versuch XCV zeigt für *Lupinus* bei 40° folgende Zahlenreihe in 6 Stunden:

58; 49,7; 45,1; *41,8; 42,3; 42,1* m.gr.

Die drei letztgenannten Zahlen sind wieder ungefähr gleich hoch.

Triticum zeigt ein Aehnliches im Versuch CXIII: die Zahlen sind folgende:

47,3; 41,8; 38,6; *36,2; 38,2; 36,5* m.gr.

Hier würden folglich schon nach 3 Stunden bei 40° die beiden Einflüsse einander die Wage halten.

Besonders für *Lupinus* jedoch ist der ganze Verlauf einigermassen abweichend, da hier von 25°—35° ein Fallen nach einer ungefähr geraden Linie eintritt; *Triticum* gibt im Allgemeinen ein Bild, dass vollständig *Pisum* entspricht, ausgenommen nur dass alle kritische Temperaturen, wenn ich sie so bezeichnen dürfte, etwas höher liegen.

Bei allen den drei Objekten kommen drei ziemlich scharf zu unterscheidende Weisen vor, auf welche die Atmung in aufeinanderfolgenden Stunden verläuft: 1ens es zeigt sich eine Steigung; 2tens die Intensität schwankt; 3tens es tritt ein Rückgang ein. Bestimmt man die Temperaturen, bei welchen sich dies alles zeigt, so findet man für die drei Objekte ein regelmässiger Unterschied. Folgende Tabelle legt das dar; als Temperatur für die Steigung habe ich diejenige gewählt, bei welcher *noch* irgend eine Steigung wahrnehmbar ist, folglich die höchste.

Tabelle XI.

Objekt.	Lupinus	Pisum	Triticum
Steigung noch wahrnehmbar bei	15°—20°	20°—25°	30°
Schwankung bei	20°—25°	30°	35°
Rückgang bei	25°—30°	35°	40°

Wie hieraus hervorgeht ist eine regelmässige Steigung wahrnehmbar von *Lupinus* bis *Triticum*. Ich habe nach *Pisum* die beiden andren Arten als Versuchsobjekt gewählt, besonders in Hinsicht auf die verschiedenen in den Samen enthaltenen Reservestoffe. Erst nachdem ich die Steigung

bei den kritischen Temperaturen beobachtet hatte, habe ich untersucht, wie es sich met dem Stärke- und Eiweissgehalt verhält. Daraus ergab sich folgendes Resultat: [1])

TABELLE XII.

Reserve-Nahrung bei	Lupinus	Pisum	Triticum
Eiweiss	37 %	22 %	12 %
Stärke	nicht anwesend	54 %	74 %

Bei *Lupinus* lässt sich mikroskopisch keine Stärke nachweisen.

Pisum und *Triticum* enthalten beide eine sehr bedeutende Menge Stärke; auch in Bezug auf die Atmung zeigt sich bei ihnen viel Uebereinstimmung. *Lupinus* weicht besonders ab durch die Erscheinung, dass schon bei 25° oder sicher bei 30° ein Rückgang eintritt, welcher durch eine gerade Linie bezeichnet werden kann.

Durch Vergleichung der beiden Tabellen ersieht man, dass bei einem höheren Eiweissgehalt die hier gemeinten Temperaturen niedriger liegen; dass ein höherer Stärkegehalt höheren Temperaturen entspricht. *Pisum* nimmt in Bezug auf die Reserve-Nahrung eine intermediäre Stelle ein, auch in Bezug auf die Temperaturen.

Man darf wohl annehmen, dass ein Prozess wie die Atmung auf Enzymwirkungen zurückzuführen sei, dass wenigstens ein Teil der zur CO_2-Abgabe führenden

1) Die Zahlen sind: Harz. Landwirtschaftliche Samenkunde, entnommen und geben den Prozentsatz des Trockengewichts an.

Reaktionen durch Enzyme vor sich geht und desshalb sind die bei der Atmung in Zusammenhang mit verschiedener Reserve-Nahrung auftretenden Differenzen sehr begreiflich. Je nach dem die Samen viel Eiweiss oder viel Stärke enthalten, werden proteolytische oder diastatische Enzyme eine überwiegende Rolle spielen, denn die primären Spaltungen werden jedenfalls mittelst verschiedener Enzyme stattfinden müssen. Vielleicht ist auf diesem Wege auch ein Zusammenhang nachzuweisen zwischen dem früheren Eintritt des Rückgangs bei *Lupinus* im Vergleich mit den andren Objekten und zwischen dem niedrigeren Optimum der proteolytischen Enzyme im Vergleich mit den diastatischen.

Lafar[1]) z. B. führt aus, dass proteolytische Enzyme wahrscheinlich ein Optimum zeigen bei 30°—40°, für diastatische wird es gewöhnlich höher gestellt, z. B. 50° bei Duclaux[2]) oder 63° nach Kjeldahl[3]).

Der ganze Verlauf der CO_2-Abgabe weist durchaus auf Uebereinstimmung mit dem der Enzymwirkung unter dem Einfluss der Temperatur hin.

Die Kurve, welche die Anhängigkeit des Prozesses von verschiedenen Temperaturen bezeichnet, weist ebenso wie die für Enzymwirkungen ein Minimum, Optimum und Maximum auf, was nicht besonders merkwürdig ist, weil eben dieses das Kennzeichen einer physiologischen Kurve ist.

Merkwürdiger ist jedoch, dass auch bei Enzymen festgestellt worden ist oder wenigstens Hindeutungen anwesend sind, dass bei stark unter der optimalen liegenden Temperaturen ein geringer Rückgang festgestellt werden kann.

---

1) F. Lafar. Handbuch der technischen Mykologie, Bd. III, S. 124, 1905—1908.

2) E. Duclaux. Traité de Microbiologie, Tome II, chap. X. 1899.

3) Kjeldahl. Middelelser fra Carlsberg Labor., I, 1879.

Duclaux l. c. pag. 184 gibt hierüber einige Ausführungen. Er nimmt an, dass schon bei niedriger Temperatur allmählich eine Schädigung des Enzyms auftritt und dass diese fortwährend schneller eintritt bis in einer minimalen Zeit der Rückgang volkommen ist, d. h. bis die Temperatur das Enzym sofort vernichtet.

Jedoch sind die obenerwähnten Tatsachen nur mit der grössten Vorsicht aufzunehmen, denn für eine weitere Lösung dieser Frage sollten viel mehr Tatsachen und Ergebnisse zur Verfügung stehen. Wenn man quantitativ der Enzymwirkung in den Pflanzen nachzuforschen wünschte, würde man z. B. die verschiedenen in Reaktion tretenden Stoffe kennen müssen. Von diesem Gegenstand weiss man tatsächlich so gut wie nichts. Es ist absolut unmöglich zu beurteilen, wieviel Enzym an der Reaktion teilnimmt; man beurteilt die Enzymmenge nach der Einwirkung eines Extraktes aus einer Pflanze auf ein bestimmtes Quantum Stoff, aber man hat nicht die mindeste Gewissheit, dass dieselbe Menge Enzym auch in der Pflanze wirkt, denn man weiss nicht, *wo* das Enzym sich in der Zelle befindet und ob das ganze Quantum in Berührung kommt mit den Stoffen, deren Reaktion es beeinflusst. Für den andren Factor bei der Reaktion, den umgesetzt werdenden Stoff, gilt dasselbe; ferner weiss man keineswegs genau, wie das Medium ist, in welchem die Reaktion stattfindet, und auch dieses übt einen bedeutenden Einfluss aus.

Eben desshalb scheint es mir nicht möglich irgend eine einigermassen zuverlässige Hypothese aufzustellen in Bezug auf die Prozesse, welche zu den typischen logarithmischen Kurven Veranlassung geben, welche die CO_2-Abgabe bei höherer Temperatur bezeichnen.

Im Allgemeinen weist eine solche Kurve auf eine Reaktion hin, bei welcher einer der sich in Reaktion befin-

denden Stoffe als: „limiting factor" wirkt.[1]) Man müsste dann in diesem Falle nicht von einem Stoffe sprechen der sich in Reaktion befindet, sondern von einem Teil des Atmungsprozesses oder von diesem Prozesse als Ganzes. Man dürfte sich vorstellen, dass z. B. die ersten Reaktionen nicht genügendes Material lieferten um die CO_2-Abgabe auf der ursprünglichen Höhe zu erhalten. Aber in diesem Falle läge keine Ursache vor, warum auch bei 20° nach einer Erwärmung auf 40° die Abgabe abnimmt; denn nach 1 Stunde bei 40° ist die CO_2-Abgabe in der 2ten Stunde bei 40° höher als in einer darauf folgenden Stunde bei 20°. Ich vermute, dass das Abnehmen der Intensität nach Erwärmung bei einer nicht schädlichen Temperatur auf das Vorhandensein eines schädlichen Faktors z. B. eines Anti-Enzyms, eines Anti-Stoffes, oder der Beschädigung des wirksamen Enzyms hindeutet.

Das ist wenigstens eine Auffassung, mit welcher meines Erachtens keine der Tatsachen in Widerspruch ist.

In Bezug auf meine Ausführungen über die Atmung bei 30°—43°, wo ich zwei einander entgegengesetzte Prozesse annahm oder wenigstens zwei Prozesse, welche einzeln beeinflusst werden, weise ich auf Ausführungen von Palladin[2]) hin. Palladin setzt zwei Prozesse voraus: einer wirkt besonders bei intramolecularer Atmung, während er das Enzym, das hierin hauptsächlich wirkt *Carbonase* benennt; der zweite, den er auf *Oxydasen*[3]) zurückführt, verbraucht besonders die bei dem ersteren gebildeten Zwischenprodukte. Der eine Prozess könnte nun z. B. viel stärker von der Temperatur beeinflusst werden als der

1) F. F. Blackman. Nature, vol. 78. Seite 556, 1908.

2) W. Palladin. Zeitschrift für physiol. Chemie Bd. 47 S. 407, 1906.

3) W. Palladin. Biochem. Zeitschr. Bd. 18, Seite 151, 1909.

andere, wodurch ein Rückgang bis auf einen bestimmten Punkt erklärt werden kann; die Sache wird noch komplizierter, indem Palladin voraussetzt, dass die beiden Enzyme einander beeinflussen. Er lässt nämlich die zwei Enzymwirkungen gleichsam nach einander stattfinden, indem er zuerst in einer Wasserstoff-Atmosphäre arbeitet und nachher in der gewöhnlichen Luft. Die auf diese Weise abgegebene Quantität CO_2 ist grösser als die, welche abgegeben wird, wenn die Pflanzen während derselben Zeitdauer sich fortwährend in atmosphärischer Luft befunden hätten. Er gibt als Grund dieser Erscheinung auf, dass die Oxydasen [1]) die Carbonasen angreifen können. [2])

Vielleicht ist etwas Aehnliches auch hier möglich. Die Steigung, welche nach dem ersten Rückgang bei den Temperaturen von 35° bis 40° eintritt, würde also darauf zurückzuführen sein, dass ein Enzym nicht länger oder weniger von dem andren beeinflusst würde, dadurch dass z. B. das beschädigende Enzym eben am stärksten von der Temperatur beeinflusst wird.

Weitere theoretische Ausführungen kommen mir unnötig vor. Es sind fortgesetzte Untersuchungen nötig und ich glaube, dass durch Fortsetzung der hier besprochenen Experimente Tatsachen aufgefunden werden können, welche die Palladin'schen Ausführungen ergänzen oder welche durch seine Auffassung erklärt werden können. Auch wird diese Zerteilung des Atmungsprozesses vielleicht einmal die von mir gefundenen Abweichungen von der Blackman'schen Theorie erklären können.

---

1) *Oxydase* wird von Palladin in einer besonderen Bedeutung gebraucht. Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. 47, Seite 408.

2) W. Palladin. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 47. Seite 417.

ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

Nach der Untersuchung der drei Arten von Keimpflanzen, darf als festgestellt betrachtet werden, dass die Blackman'sche Auffassung der Atmung zum Teile zutrifft.

Wenn man die Atmung bei verschiedenen konstanten Temperaturen während 6 aufeinanderfolgender Stunden bestimmt, findet man für alle Objekte für Temperaturen bis auf 10° immer eine gleiche Quantität abgegebene CO_2; die Atmung ist also konstant; für eine höhere Temperatur bis 20°, ergibt sich eine Steigung der Intensität; darauf folgt eine Periode während welcher die CO_2-Abgabe schwankt. Für Temperaturen über 40° ist das Ergebnis immer dasselbe: ein regelmässiger Rückgang, der in seiner graphischen Darlegung eine ungefähr logarithmische Kurve aufweist.

Die Temperatur, bei welcher der Uebergang einer Weise vom Verlauf der Atmung in die andere stattfindet, ändert sich nach der Natur der Reserve-Nahrung; sie steigt je nach dem Stärkegehalt und fällt je nach dem Eiweissgehalt.

Die Regel von Van 't Hoff trifft zu für *Pisum* und *Triticum* von 0°—20°, für *Lupinus* bis auf 25°; der Koeffizient für 10° Temperatur-Differenz liegt zwischen 2 und 3.

Der Rückgang der Atmung über 40° bestätigt die Ansicht von Blackman, dass das Optimum ein Punkt ist, der verstellbar ist durch Veränderung der Beobachtungszeit.

Blackman glaubt aus den für die CO_2-Abgabe während aufeinanderfolgender, gleicher Zeitabschnitte bei höherer Temperatur gefundenen Zahlen durch Extrapola-

tion die Intensität des Prozesses während einer unendlich kurzen Zeit nachdem die Pflanzen diese Temperatur angenommen haben, berechnen zu können. Diese Intensität soll derjenigen entsprechen, welche durch Anwendung der Regel von van 't Hoff berechnet werden kann. In dieser Hinsicht traf die Theorie offenbar nicht zu für den Atmungsprozess.

Ausser dieser Bestätigung der Theorie von Blackman fand ich, dass der Temperaturwechsel als solcher nicht als Reiz auf die Atmung einwirkt; dass der ganze Atmungsprozess nur ungünstig beeinflusst wird, wenn die hohe Temperatur an und für sich schon schädlich ist.

Die Pflanzen erholen sich nach einiger Zeit von jenem schädlichen Einflusse.

Am Ende dieser Untersuchungen bringe ich Herrn Prof. F. A. F. C. Went in Utrecht meinen verbindlichsten Dank für das fortwährende Interesse, das er bei meiner Arbeit zeigte und für die vielen Ratschläge, wodurch er mich stützte bei der Lösung der verschiedenen Schwierigkeiten, welche zu überwinden waren.

Utrecht, Botanisches Institut der Universität.

(Hier wird ferner auf die nachstehenden Tabellen verwiesen).

DIE TABELLEN.

Die hiernach folgenden Tabellen geben eine Uebersicht von fast allen meinen Experimenten.

Die Nummern der Versuche sind mit römischen Ziffern bezeichnet: jeder Versuch wurde angestellt mit einer gleichen Menge Erbsen, welche nur zu einem einzigen Versuche dienten. Die Versuche sind geordnet nach der Temperatur mit Ausnahme von denen, bei welchen dieselben Pflanzen benutzt wurden für Beobachtungen bei verschiedenen Temperaturen. Solche Versuche sind jedoch nur mit *Pisum* angestellt worden; man findet sie am Ende der ganzen Reihe von den bei derselben Temperatur angestellten Versuchen.

Bei jedem Versuche ist das Datum notiert, sodass es ein Leichtes ist zu ersehen, welche Ergebnisse in dieser Hinsicht am vergleichbarsten sind. In der Spalte 6 sind die Quantitäten CO_2 angegeben, berechnet *pro Stunde* nach den in Spalte 5 angedeuteten Beobachtungen.

Von *Pisum* und *Lupinus* wurden immer 100 Pflanzen genommen, von *Triticum* und *Crepis* 50 gr. Material.

Die Reihenfolge, in welcher die Experimente behandelt worden sind, ist folgende:

Pisum sativum . . . . . Seite 217.
Lupinus luteus . . . . . Seite 229.
Triticum vulgare . . . . . Seite 232.
Crepis biennis . . . . . Seite 235.

VERSUCHE mit Pisum sativum. 100 Samen, welche 3 Tage gekeimt haben, 1 Tag in Wasser und 2 Tage in Sägespänen. Keimungstemperatur 19°—23°.

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
—7°	XXIV	29/12 '08	12.15— 4.15	3.2	0.8	
0°	XXIII	29/12 '08	11.36—12.36	4.0	4.0	72
			12.36—1.36	4.0	4.0	
			1.36—2.36	3.6	3.6	
			2.36—3.36	4.0	4.0	
			3.36—4.36	3.8	3.8	
	LV	17/2 '09	12.45—1.45	4.9	4.9	76
			2.45—3.45	4.6	4.6	
			3.45—4.45	4.8	4.8	
	LXXXI	6/4 '09	1.42—3.42	9.4	4.7	83
5°	XXI	22/12 '08	11.15—12.15	6.7	6.7	72
			12.15—1.15	6.0	6.0	
			1.15—2.15	5.6	5.6	
			2.15—3.15	5.7	5.7	
			3.15—4.15	5.8	5.8	
	XXIX	6/1 '09	12.09—2.09	12.4	6.2	77
			2.09—3.09	6.2	6.2	
			3.09—4.09	5.7	5.7	
	LXII	25/2 '09	10.16—11.16	6.4	6.4	72
			11.16—12.16	5.6	5.6	
10°	XXII	24/12 '08	10.15—11.15	9.1	9.1	72
			11.15—12.15	9.2	9.2	
			12.15—1.15	9.2	9.2	
			1.15—3.15	20.2	10.1	
	XXVII	4/1 '09	10.12—11.12	12.0	12.0	77
			11.12—12.12	11.2	11.2	
			12.12—1.12	11.1	11.1	
			1.12—2.12	11.4	11.4	
			2.12—3.12	11.4	11.4	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
10°	XXVIII	5/1 '09	10.05—11.05	10.7	10.7	76
			11.05—12.05	10.3	10.3	
			12.05—1.05	10.3	10.3	
			1.05—2.05	10.0	10.0	
			2.05—3.05	10.0	10.0	
			3.05—4.05	11.4	11.4	
	LXIII	26/2 '09	10.09—11.09	10.0	10.0	72
			11.09—12.09	9.6	9.6	
15°	XXV	3/12 '08	11.46—12.46	17.5	17.5	73
			12.46—1.46	17.3	17.3	
			1.46—3.46	37.6	18.8	
	XXX	8/1 '09	10.00—11.00	18.0	18.0	76
			11.00—12.00	18.9	18.9	
			12.00—1.00	19.5	19.5	
			1.00—2.00	20.0	20.0	
			2.00—3.00	20.9	20.9	
			3.00—4.00	20.8	20.8	
	XXXI	9/1 '09	10.05—11.05	18.6	18.6	76
			11.05—12.05	19.0	19.0	
			12.05—1.05	19.4	19.4	
			1.05—2.05	19.4	19.4	
			2.05—3.05	20.0	20.1	
			3.05—4.05	20.2	20.2	
	LXII	25/2 '09	1.53—2.53	16.5	16.5	72
			2.53—3.53	16.9	16.9	
20°	VI [1])	28/11 '08	10.07—11.07	30.2	30.2	
			11.07—12.07	28.2	28.2	
			12.07—1.07	28.9	28.9	
			1.07—2.07	30.0	30.0	
	VII [1])	1/12 '09	12.17—1.17	32.0	32.0	
			1.17—2.17	30.4	30.4	
			2.17—3.17	27.6	27.6	
			3.17—4.17	29.6	29.6	
			6.19—7.19	28.8	28.8	
			7.19—8.19	28.8	28.8	
			8.19—9.19	28.4	28.4	

1) Noch kein Wasser im Atmungsgefäss anwesend.

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
20°	X [1])	8/12 '09	12.20—1.20	29.2	29.2	
			1.20—2.20	32.0	32.0	
			2.20—3.20	33.4	33.4	
			3.20—4.20	30.0	30.0	
			4.20—5.20	30.0	30.0	
	XXVI	31/12 '09	11.20—12.20	29.0	29.0	75
			12.20—1.20	30.7	30.7	
			1.20—2.20	30.3	30.3	
			2.20—3.20	31.0	31.0	
	XXXII	11/1 '09	10.51—11.51	28.6	28.6	75
			11.51—12.51	30.3	30.3	
			12.51—1.51	30.3	30.3	
			1.51—2.51	30.6	30.6	
			2.51—3.51	30.4	30.4	
	CXLIII	8/9 '09	10.01—11.01	30.8	30.8	89
			11.01—12.01	33.0	33.0	
			12.01—1.01	33 4	33.4	
			1.01—2.01	33.9	33.9	
			2.01—3.01	36.1	36.1	
			4.01—5.01	35.2	35.2	
			7.04—8.04	34.8	34.8	
			10.23—11.23	32.1	32.1	
			1.39—2.39	32.1	32.1	
			4.50—5.50	30.8	30.8	
			8.00—9.00	29.8	29.9	
25°	XIV	12/12 '08	10.52—11.52	34.8	34.8	
			11.52—12.52	34.6	34.6	
			12.52—1.52	36.2	36.2	
			1.52—2.52	37.2	37.2	
			2.52—3.52	35.2	35.2	
	XX	21/12 '08	2.28—3.28	32.6	32.6	69
			3.28—4.28	33.3	33.3	
	XXXIII	12/1 '09	11.02—12.02	40.0	40.0	78
			12.02—1.02	41.4	41.4	
			1.02—2.02	41.3	41.3	
			2.02—3.02	40.9	40.9	

1) Ohne Wasser im Atmungsgefäss.

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
25°	XXXIV	14/1 '09	10.42 – 11.42	43.3	43.3	75
			11.42 – 12.42	42.4	42.4	
			12.42 – 1.42	42.2	42.2	
			1.42 – 2.42	41.7	41.7	
			2.42 – 3.42	40.7	40.7	
	LVII	19/2 '09	9.48 – 10.48	45.0	45.0	78
			10.48 – 11.48	47.0	47.0	
			11.48 – 12.48	46.4	46.4	
			12.48 - 1.48	46.4	46.4	
			1.48 – 2.48	46.6	46.6	
			2.48 – 3.48	47.3	47.3	
30°	XV	15/12 '08	10.58 – 11.58	43.0	43.0	74
			11 58 – 12.58	44.6	44.6	
			12.58 – 1.58	43.4	43.4	
			1.58 – 2.58	46.1	46.1	
			2.58 – 3.58	42.8	42.8	
			3.58 – 4.58	44.1	44.1	
	XXXV	15/1 '09	10.40 – 11.40	51.7	51.7	75
			11.40 – 12.40	50.9	50.9	
			12.40 – 1.40	52.2	52.2	
			1.40 – 2.40	53.6	53.6	
			2.40 – 3.40	53.5	53.5	
			3.40 – 4.40	53.5	53.5	
	XXXVI	16/1 '09	10.39 – 11.39	53.7	53.7	77
			11.39 – 12.39	50.9	50.9	
			12 39 – 1.39	53.3	53.3	
			1.39 – 2.39	53.1	53.1	
			2.39 – 3.39	54.3	54.3	
	LVI	18/2 '09	9.46 – 10.46	57.0	57.0	76
			10.46 – 11.46	59.7	59.7	
			11.46 – 12.46	60.7	60.7	
			12.46 – 1.46	58.6	58.6	
			1.46 – 2.46	59.4	59.4	
			2.46 – 3.46	58.2	58.2	
32°.6	LXIV	4/3 '09	10.02 – 11.02	65.6	65.6	80
			11.02 – 12.02	61.6	61.6	
			12.02 – 1.02	64.5	64.5	
			1.02 – 2.02	64.9	64.9	
			2.02 – 3.02	65.3	65.3	
			3.02 – 4.02	61.5	61.5	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
34°	CXXXIII	17/8 '09	10.00—11.00	72.6	72.6	86
			11.00—12.00	62.5	62.5	
			12.00—1.00	64.9	64.9	
			1.00—2.00	59.9	59.9	
			2.00—3.00	64.8	64.8	
			3.00—4.00	63.6	63.6	
35°	XVI	16/12 '08	10.24—11.24	57.6	57.6	72
			11.24—12.24	53.2	53.2	
			12.24—1.24	51.6	51.6	
			1.24—2.24	50.2	50.2	
			2.24—3.24	51.8	51.8	
			3.24—4.24	48.2	48.2	
	XXXVII	21/1 '09	10.39—11.39	66.1	66.1	78
			11.39—12.39	60.0	60.0	
			12.39—1.39	59.4	59.4	
			1.39—2.39	58.4	58.4	
			2.39—3.39	58.2	58.2	
	XXXVIII	22/1 '09	10.36—11.36	67.0	67.0	77
			11.36—12.36	59.4	59.4	
			12.36—1.36	59.6	59.6	
			1.36—2.36	57.6	57.6	
			2.36—3.36	57.8	57.8	
			3.36—4.36	54.9	54.9	
	LIV	16/2 '09	9.51—10.51	68.7	68.7	76
			10.51—11.51	62.8	62.8	
			11.51—12.51	60.1	60.1	
			12.51—1.51	61.7	61.7	
			1.51—2.51	60.9	60.9	
			2.51—3.51	60.9	60.9	
37°.4	CXXIX	10/8 '09	10.17—11.17	71.3	71.3	84
			11.17—12.17	61.2	61.2	
			12.17—1.17	59.8	59.8	
			1.17—2.17	60.1	60.1	
			2.17—3.17	63.4	63.4	
			3.17—4.17	60.7	60.7	
39°	CXXXII	16/8 '09	9.57—10.57	77.7	77.7	84
			10.57—11.57	66.2	66.2	
			11.57—12.57	57.0	57.0	
			12.57—1.57	54.1	54.1	
			1.57—2.57	53.5	53.5	
			2.57—3.57	53.5	53.5	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
40°	XVII	17/12 '08	9.55—10.55	59.5	59.5	74
			10.55—11.55	56.7	56.7	
			11.55—12.55	51.0	51.0	
			12.55—1.55	48.9	48.9	
			1.55—2.55	46.9	46.9	
			2.55—3.55	48.0	48.0	
	XXXIX	23/1 '09	10.02—11.02	71.7	71.7	77
			11.02—12.02	58.2	58.2	
			12.02—1.02	50.8	50.8	
			1.02—2.02	48.6	48.6	
			2.02—3.02	45.7	45.7	
	XL	28/1 '09	9.58—10.58	73.3	73.3	78
			10.58—11.58	55.2	55.2	
			11.58—12.58	49.0	49.0	
			12.58—1.58	45.3	45.3	
			1.58—2.58	43.0	43.0	
			2.58—3.58	41.2	41.2	
	LXI	23/2 '09	2.39—3.39	79.7	79.7	78
	LXXIII	20/3 '09	9.31—10.31	71.2	71.2	74
	CXXX	11/8 '09	7.39—8.39	86.5	86.5	88
			8.39—9.39	67.1	67.1	
			1.39—2.39	47.3	47.3	
			2.39—3.39	49.1	49.1	
			3.39—4.39	50.2	50.2	
	CXXXI	12/8 '09	10.02—11.02	86.5	86.5	84
			11.02—12.02	67.3	67.3	
			12.02—1.02	54.8	54.8	
			1.02—2.02	50.4	50.4	
			2.02—3.02	47.3	47.3	
			3.02—4.02	45.8	45.8	
	XLVIII	6/2 '09	1.50—2.05	18.8	75.2	77
			2.05—2.20	17.8	71.2	
			2.20—2.35	16.9	67.6	
			2.35—2.50	16.7	66.8	
			2.50—3.20	30.2	60.4	
			3.20—3.50	27.4	54.8	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
40°	IL	9/2 '09	2.00—2.15	21.5	86.0	77
			2.15—2.30	21 5	86 0	
			2.30—2.45	20.6	82.4	
			2.45—3.00	19.0	76.0	
			3.00—3.15	18.8	75.2	
			3.15—3.30	16.7	66.8	
	LVIII	20/2 '09	9.45—10.00	22.5	90.0	77
			10.00—10.15	20.4	81.6	
			10.15—10.30	19.4	77.6	
			10.30—10.45	18.8	75.2	
43°	CXLII	30/8 '09	7.30—12.18	nicht auf	gefangen	
			12.18—1.18	42.7	42.7	
			1.18—2.18	40.9	40.9	
			2.18—3.18	39.2	39.2	
			3.18—4.18	38.1	38.1	
			4.18—5.18	35.9	35.9	
45°	XVIII	18/1 '09	9.32—10.32	61.2	61.2	75
			10.32—11.32	43.2	43.2	
			11.32—12.32	40.2	40.2	
			12.32—1.32	33.9	33.9	
			1.32—2.32	31.8	31.8	
			2.32—3.32	30.2	30.2	
	XLIII	29/1 '09	9.45—10.45	72.1	72.1	77
			10.45—11.45	48.0	48.0	
			11.45—12.45	39.0	39.0	
			12.45—1.45	36.1	36.1	
			1.45—2.45	30.2	30.2	
	XLIV	30/1 '09	9.42—10.42	73.5	73.5	77
			10.42—11.42	48.4	48.4	
			11.42—12.42	41.9	41.9	
			12.42—1.42	35.9	35.9	
			1.42—2.42	31.9	31.9	
			2.42—3.42	28.6	28.6	
	L	11/2 '09	9.54—10.24	39.4	78.8	75
			10.24—10.54	30.1	60.2	
			10.54—11.24	24.4	48.8	
			11.24—11.54	22.3	44.6	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
45°	LI	11/2 '09	1.52 – 2.22	37.4	74.8	73
			2.22 – 2.52	28.5	57.0	
			2.52 – 3.22	25.2	50.4	
			3.22 – 3.52	23.1	46.2	
	LIX	20/2 '09	11.28 – 11.43	22.3	89.2	76
			11.43 – 11.58	18.0	72.0	
			11.58 – 12.13	15.9	63.6	
			12.13 – 12.28	14.7	58.8	
	LXVI	6/3 '09	9.52 – 10.07	24.5	98.0	78
			10.07 – 10.22	20.2	80.8	
			10.22 – 10.37	17.7	70.8	
			10.37 – 10.52	16.0	64.0	
	LXXIII	20/3 '09	11.12 – 12.12	67.3	67.3	74
50°	XIX	19/12 '08	9.35 – 10.35	61.4	61.4	74
			10.35 – 11.35	38.3	38.3	
			11.35 – 12.35	19.0	19.0	
			12.35 – 1.35	10.0	10.0	
			1.35 – 2.35	6.3	6.3	
	XLV	4/2 '09	9.41 – 10.41	77.4	77.4	76
			10.41 – 11.41	32.5	32.5	
			11.41 – 12.41	16.1	16.1	
			12.41 – 1.41	11.4	11.4	
			1.41 – 2.41	7.6	7.6	
	XLVI	5/2 '09	9.41 – 10.41	74.0	74.0	75
			10.41 – 11.41	38.8	38.8	
			11.41 – 12.41	17.8	17.8	
			12.41 – 1.41	12.0	12.0	
			1.41 – 2.41	8.0	8.0	
			2.41 – 3.41	5.9	5.9	
	LIII	13/2 '09	9.45 – 10.15	46.0	92.0	77
			10.15 – 10.45	31.5	63.0	
			10.45 – 11.15	19.2	38.4	
			11.15 – 11.45	12.2	24.4	
	LX	20/2 '09	2.25 – 2.40	25.0	100.0	78
			2.40 – 2.55	20.6	82.4	
			2.55 – 3.10	17.7	70.8	
			3.10 – 3.25	13.8	55.2	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde	Gewicht in Gr.
50°	LXX	16/3 '09	2.45—3.15	48.2	96.4	70
			3.15—3.45	30.8	61.6	
	LXXIII	20/3 '09	2.26—3.26	73.3	73.3	75
55°	LII	12/2 '09	9.40—10.10	35.7	71.4	77
			10.10—10.40	12.8	25.6	
			10.40—11.10	9.7	19.4	
			11.10—11.40	5.4	10.8	

VERSUCHE bei welchen die nähmlichen Erbsen bei verschiedenen Temperaturen beobachtet worden sind.

Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	Temp.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
LXII	25/2 '09	10.16–11.16	5°	6.4	6.4	72
		11.16–12.16	5°	5.6	5.6	
		1.53–2.53	15°.2	16.5	16.5	
		2.53–3.53	15°.2	16.9	16.9	
LXIII	26/2 '09	10.09–11.09	10°	10.0	10.0	72
		11.09–12.09	10°	9.6	9.6	
		1.38–2.38	20°	30.4	30.4	
		2.38–3.38	20°	30.6	30.6	
CXXXV	19/8 '09	10.00–11.00	13°	17.8	17.8	·84
		11.00–12.00	13°	17.8	17.8	
		1.58–2.58	23°	39.8	39.8	
		2.58–3.58	23°	40.9	40.9	
LXV	5/3 '09	9.40–10.40	20°.4	28.1	28.1	79
		11.25–12.25	45°	85.9	85.9	
		1.56–2.56	20°.4	14.1	14.1	
		2.56–3.56	20°.4	12.9	12.9	
LXVII	11/3 '09	9.25–10.25	20°	27.7	27.7	72
		11.12–12.12	40°	81.2	81.2	
		1.09–2.09	20°	21.8	21.8	
		2.09–3.09	20°	22.9	22.9	
		3.09–4.09	20°	23.2	23.2	
CXXXIV	18/8 '09	9.33–10.33	20°	30.1	30.1	·84
		11.27–11.57	40°			
		1.53–2 53	20°	27.7	27.7	
		2.53–3.53	20°	28.1	28.1	
		3.53–4.53	20°	29.9	29.9	
		6.53–7.53	20°	30.4	30.4	
		7.53–8.53	20°	30.8	30.8	

Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	Temp.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
LXXI	18/3 '09	10.01—11.01	20°	28.1	28.1	77
		11.41—12.41	40°	83.0	83.0	
		1.47—2.47	20°	22.8	22.8	
		2.47—3.47	20°	22.5	22.5	
		8.13—9.13	20°	28.7	28.7	
LXXIV	25/3 '09	8.05—9.05	20°	31.6	31.6	76
		9.40—10.40	40°	82.0	82.0	
		11.40—12.40	20°	26.6	26.6	
		12.40—1.40	20°	23.7	23.7	
		1.40—2.40	20°	25.0	25.0	
		3.13—4.13	20°	27.0	27.0	
		4.13—5.13	20°	28.3	28.3	
		5.13—6.13	20°	28.9	28.9	
LXVIII	12/3 '09	9.25—10.25	20°	26.8	26.8	78
		11.04—12.04	35°	72.2	72.2	
		12.57—1.57	20°	28.9	28.9	
		1.57—2.57	20°	28.3	28.3	
		2.57—3.57	20°	28.1	28.1	
LXXII	19/3 '09	10.14—11.14	20°	29.5	29.5	77
		11.38—12.38	35°	70.3	70.3	
		1.31—2.31	20°	28.1	28.1	
		2.31—3.31	20°	28.7	28.7	
		3.31—4.31	20°	28.1	28.1	
		7.42—8.42	20°	30.4	30.4	
LXIX	13/3 '09	9.49—10.49	20°	27.6	27.6	78
		11.18—12.18	30°	59.9	59.9	
		1.15—2.15	20°	30.8	30.8	
		2.15—3.15	20°	30.4	30.4	
LXXVIII	2/4 '09	10.07—11.07	20°	28.3	28.3	75
		11.37	43°			
		12.37—1.37	20°	26.2	26.2	
		1.37—2.37	20°	25.0	25.0	
		2.37—3.37	20°	25.6	25.6	
LXXVII	1/4 '09	10.05—11.05	20°	30.3	30.3	76
		11.40—12.00	43°			
		1.30—2.30	20°	20.8	20.8	
		2.30—3.30	20°	20.8	20.8	

Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	Temp.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
LXXVI	27/3 '09	10.15—10.45	20°	13.9	27.8	75
		11.28—12.04	43°			
		1.19—2.19	20°	16.8	16.8	
		2.19—3.19	20°	16.0	16.0	
LXXV	26/3 '09	10.10—11.10	20°	29.5	29.5	76
		11.47—12.47	43°	78.0	78.0	
		2.00—3.00	20°	15.2	15.2	
		3.00—4.00	20°	14.8	14.8	
LXXIX	3/4 '09	10.07—11.07	20°	28.3	28.3	75
		11.08—12.40	43°			
		2.45—3.45	20°	13.2	13.2	
		3.45—4.45	20°	13.6	13.6	
		8.03—9.03	20°	15.2	15.2	
LXXXII	7/4 '09	10.17—11.17	5°	7.8	7.8	83
		11.45	25°			
		1.53—2.53	5°	9.1	9.1	
		2.53—3.53	5°	8.4	8.4	
LXXX	5/4 '09	10.04—11.04	43°	88.5	88.5	88
		1.22—2.22	20°	16.9	16.9	
		3.01—4.01	43°	62.3	62.3	

VERSUCHE mit Lupinus luteus. 100 Samen, welche 1 Tag im Wasser und 3 Tage in Sägespänen gekeimt haben. Keimungstemperatur 19°—23°.

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
5°	LXXXIII	28/4 '09	10.30—11.30	5.2	5.2	47
			11.30—12.30	5.4	5.4	
			12.30—1.30	5.0	5.0	
			1.30—2.30	4.5	4.5	
10°	LXXXIV	30/4 '09	10.24—11.24	8.0	8.0	46
			11.24—12.24	7.8	7.8	
			1.24—2.24	8.2	8.2	
			2.24—3.24	8.5	8.5	
			3.24—4.24	8.2	8.2	
	XCVIII	15/6 '09	10.01—11.01	8.1	8.1	48
			11.01—12.01	8.9	8.9	
15°	LXXXV	1/5 '09	9.49—10.49	11.2	11.2	45
			10.49—11.49	12.2	12.2	
			11.49—12.49	13.4	13.4	
			12.49—1.49	13.4	13.4	
			1.49—2.49	13.6	13.6	
			2.49—3.49	13.2	13.2	
20°	LXXXVI	6/5 '09	10.03—11.03	20.9	20.9	47
			11.03—12.03	21.9	21.9	
			12.03—1.03	22.9	22.9	
			1.03—2.03	22.5	22.5	
			2.03—3.03	21.1	21.1	
			3.03—4.03	21.5	21.5	
	XCVIII	15/6 '09	1.19—2.19	23.0	23.0	48
			2.19—3.19	23.8	23.8	
	CIII	21/6 '09	9.59—10.59	20.2	20.2	50
			1.57—2.57	22.6	22.6	
			2.57—3.57	20.8	20.8	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.	Gewicht in Gr.
25°	LXXXVII	7/5 '09	9.45—10.45	30.5	30.5	46
			10.45—11.45	31.6	31.6	
			11.45—12.45	30.5	30.5	
			12.45—1.45	29.9	29.9	
			1.45—2.45	28.3	28.3	
			2.45—3.45	27.9	27.9	
	CVIII	25/6 '09	11.10—12.10	33.7	33.7	47
			12.10—1.10	29.5	29.5	
			1.10—2.10	32.1	32.1	
			2.10—3.10	29.5	29 5	
30°	XCIII	2/6 '09	9.47—10.47	37.9	37.9	45
			10.47—11.47	37.1	37.1	
			11.47—12.47	34.7	34.7	
			12.47—1.47	34.6	34.6	
			1.47—2.47	32.4	32.4	
			2.47—3.47	31.8	31.8	
35°	LXXXIX	13/5 '09	9.40—10.40	51.4	51.4	46
			10.40—11.40	51.6	51.6	
			11.40—12.40	47.2	47.2	
			12.40—1.40	48.0	48.0	
			1.40—2.40	46.7	46.7	
			2.40—3.40	45.1	45.1	
	XCIV	10/6 '09	10.55—11.55	48.2	48.2	48
			11.55—12.55	47.8	47.8	
			12.55—1.55	44.3	44.3	
			1.55—2.55	44.0	44.0	
	XCVII	14/6 '09	10.01—11.01	43.8	43.8	46
			11.01—12.01	43.3	43.3	
			12.01—1.01	42.1	42.1	
			1.01—2.01	41.4	41.4	
			2.01—3.01	41.0	41.0	
			3.01—4.01	39.3	39.3	
	CIII	21/6 '09	11.58—12.58	55.2	55.2	50
40°	XC	14/5 '09	9.44—10.44	51.0	51.0	45
			10.44—11.44	45.3	45.3	
			11.44—12.44	44.0	44.0	
			12.44—1.44	40.1	40.1	
			1.44—2.44	37.3	37.3	

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde	Gewicht in Gr.
40°	XCV	11/6 '09	10.00—11.00	58.0	58.0	48
			11.00—12.00	49.7	49.7	
			12.00—1.00	45.1	45.1	
			1.00—2.00	41.8	41.8	
			2.00—3.00	42.3	42.3	
			3.00—4.00	42.1	42.1	
	CI	18/6 '09	10.58—11.58	58.0	58.0	45
	CIV	22/6 '09	9.59—10.29	36.9	73.8	49
			10.29—10.59	24.2	48.4	
44°	XCVI	12/6 '09	10.05—11.05	57.1	57.1	48
			11.05—12.05	42.3	42.3	
			12.05—1.05	35.8	35.8	
			1.05—2.05	34.9	34.9	
			2.05—3.05	34.0	34.0	
			3.05—4.05	31.4	31.4	
45°	XCI	15/5 '09	9.53—10.53	54.3	54.3	44
			10.53—11.53	40.7	40.7	
			11.53—12.53	35.8	35.8	
			12.53—1.53	31.2	31.2	
			1.53—2.53	24.4	24.4	
	CV	22/6 '09	12.46—1.16	30.4	60.8	50
			1.16—1.46	23.8	47.6	
50°	XCII	22/5 '09	9.44—10.44	49.9	49.9	48
			10.44—11.44	12.0	12.0	
			11.44—12.44	5.7	5.7	

VERSUCHE mit Triticum vulgare. 50 Gr. Keimpflanzen, welche 1 Tag im Wasser und 3 Tage auf Sägespänen gekeimt haben. Keimungstemperatur 19°—23°.

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.
0°	CXXVII	15/7 '09	12.40–2.40	8.8	4.4
5°	CXXVII	15/7 '09	10.15–11.15	9.0	9.0
	CXIX	8/7 '09	10.10–11.10	7.4	7.4
10°	CXVII	6/7 '09	9.49–10.49	11.0	11.0
			10.49–11.49	11.2	11.2
	CXVIII	7/7 '09	9.38–10.38	11.8	11.8
			10.38–11.38	11.8	11.8
15°	CXIX	8/7 '09	1.01–2.01	19.9	19.9
			2.01–3.01	20.4	20.4
	CXX	9/7 '09	9.33–10.33	18.0	18.0
			10.33–11.33	19.6	19.6
	CXXVIII	16/7 '09	9.45–10.45	19.0	19.0
			10.45–11.45	20.6	20.6
	CXXXVII	23/8 '09	9.46–10.46	21.3	21.3
			10.46–11.46	22.0	22.0
			11.46–12.46	22.0	22.0
			12 46–1.46	22.9	22.9
			1.46–2.46	22.4	22.4
			2.46–3.46	22 4	22.4
20°	CIX	26/6 '09	10.07–11.07	26.9	26.9
			11.07–12.07	27.3	27.3
			12.07–1.07	27.1	27.1
			1.07–2.07	28.1	28.1
			2.07–3.07	28.7	28.7

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.
20°	CXVII	6/7 '09	1.01 – 2.01	22.6	22.6
			2.01 – 3.01	24.6	24.6
			3.01 – 4.01	25.2	25.2
	CXVIII	7/7 '09	12.51 – 1.51	26.6	26.6
			1.51 – 2.51	28.0	28.0
			2.51 – 3.51	27.0	27.0
	CXXV	13/7 '09	3.26 – 4.26	28.8	28.8
25°	CX	28/6 '09	9.58 – 10.58	36.4	36.4
			10.58 – 11.58	36.4	36.4
			11.58 – 12.58	36.4	36.4
			12.58 – 1.58	39.2	39.2
			1.58 – 2.58	40.8	40.8
			2.58 – 3.58	40.8	40.8
	CXX	9/7 '09	12.46 – 1.46	38.4	38.4
			1.46 – 2.46	38.6	38.6
			2.46 – 3.46	38.6	38.6
30°	CXI	29/6 '09	9.52 – 10.52	45.7	45.7
			10.52 – 11.52	46.1	46.1
			11.52 – 12.52	47.3	47.3
			12.52 – 1.52	50.3	50.3
			1.52 – 2.52	49.7	49.7
			2.52 – 3.52	50.5	50.5
35°	CXII	30/6 '09	9.50 – 10.50	48.2	48.2
			10.50 – 11.50	44.6	44.6
			11.50 – 12.50	49.7	49.7
			12.50 – 1.50	46.2	46.2
			1.50 – 2.50	47.7	47.7
			2.50 – 3.50	46.8	46.8
	CXXI	10/7 '09	9.52 – 10.52	48.0	48.0
			10.52 – 11.52	49.2	49.2
			11.52 – 12.52	48.8	48.8
			12.52 – 1.52	48.4	48.4
			1.52 – 2.52	48.0	48.0
			2.52 – 3.52	47.8	47.8

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2	M.g. CO_2 pro Stunde.
40°	CXIII	1/7 '09	9.50—10.50	47.3	47.3
			10.50—11.50	41.8	41.8
			11.50—12.50	38.6	38.6
			12.50—1.50	36.2	36.2
			1.50—2.50	38.2	38.2
			2.50—3.50	36.5	36.5
	CXXII	12/7 '09	9.46—10.16	25.2	50.4
			10.16—10.46	26.6	53.2
			10.46—11.46	45.4	45.4
			11.46—12.46	42.4	42.4
			12.46—1.46	38.2	38.2
			1.46—2.46	36.4	36.4
			2.46—3.46	35.8	35.8
	CXXXVIII	24/8 '09	9.39—10.09	31.9	63.8
			10.09—10.39	28.6	57.2
			10.39—11.09	27.3	54.6
45°	CXIV	2/7 '09	9.43—10.43	48.7	48.7
			10.43—11.43	40.4	40.4
			11.43—12.43	33.7	33.7
			12.43—1.43	29.7	29.7
			1.43—2.43	26.7	26.7
			2.43—3.43	24.8	24.8
	CXXIII	13/7 '09	9.45—10.15	25.6	51.2
			10.15—10.45	23.0	46.0
	CXXXIX	24/8 '09	2.22—2.52	31.0	62.0
			2.52—3.22	26.8	53.6
50°	CXVI	5/7 '09	9.54—10.54	42.2	42.2
			10.54—11.54	22.0	22.0
			11.54—12.54	12.2	12.2
			12.54—1.54	10.0	10.0
			1.54—2.54	9.2	9.2
			2.54—3.54	8.8	8.8
	CXXIV	13/7 '09	12.07—12.37	29.2	58.4
			12.37—1.07	23.6	47.2
	CXL	25/8 '09	10.14—10.44	31.1	62.2
			10.44—11.14	24.4	48.8
			11.14—11.44	14.5	29.0

VERSUCHE mit Crepis biennis, 50 Gr. Blütenköpfchen.

Temp.	Nummer des Versuchs.	Datum.	Zeit.	M.g. CO_2 pro Stunde.
30°	CVII	24/6 '09	9.42—10.42	82.2
			10.42—11.42	77.2
			11.42—12.42	71.3
			12.42—1.42	67.7
			1.42—2.42	67.8
			2.42—3.42	65.8
35°	CII	19/6 '09	9.36—10.36	101.6
			10.36—11.36	99.8
			11.36—12.36	92.1
			12.36—1.36	86.5
			1.36—2.36	85.3
			2.36—3.36	80.7
40°	XCIX	16/6 '09	9.36—10.36	105.1
			10.36—11.36	95.8
			11.36—12.36	86.9
			12.36—1.36	78.8
			1.36—2.36	72.7
			2.36—3.36	71.7
	CVI	23/6 '09	9.38—10.38	117.6
			10.38—11.38	114.9
			11.38—12.38	85.9
			12.38—1.38	82.7
			1.38—2.38	79.7
45°	C	17/6 '09	10.03—11.03	132.7
			11.03—12.03	93.3
			12.03—1.03	53.1
			1.03—2.03	26.5
			2.03—3.03	11.5
			3.03—4.03	4.4
50°	CXV	3/7 '09	9.57—10.57	70.5
			10.57—11.57	10.8

LITERATUR.

W. L. BALLS. Temperature and Growth, Annals of Botany, vol. XXII, pag. 557, 1908.

F. F. BLACKMAN. Optima and limiting Factors, Annals of Botany, vol. XIX, pag. 281, 1905.

F. F. BLACKMAN. The Manifestations of the Principles of chemical Mechanics in the living Plant, Nature, vol. 78, pag. 556, 1908.

J. BOEHM. Ueber die Respiration von Landpflanzen, Sitzungsberichte der Kais. Akad. der Wissenschaften zu Wien, Bd. 67, 1873.

G. BONNIER et L. MANGIN. Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons, Annales des Sciences naturelles, Botanique, 6e série, tome XVII, pag. 210, 1884.

G. BONNIER et L. MANGIN. Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle, Annales des Sciences naturelles, Botanique, 6e série, tome XVIII, pag. 293, 1884.

J. BORODIN. Physiologische Untersuchungen über die Athmung der beblätterten Sprosse, Arbeiten der St. Petersb. Ges. der Naturforscher, Bd. 7, 1876. (Referat in: Just. Botan. Jahresbericht, Bd. IV, 2e Abt., S. 919, 1876).

H. CLAUSEN. Beiträge zur Kenntniss der Athmung der Gewächse und des pflanzlichen Stoffwechsels, Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 19, S. 893, 1890.

P. DÉHÉRAIN et H. MOISSAN. Recherches sur l'absorption d'oxygène et l'émission d'acide carbonique par les plantes, maintenues dans l'obscurité. Annales des Sciences naturelles, Botanique, 5e série, tome XIX, pag. 321, 1874.

W. DETMER. Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen, Jena, 1880.

W. DETMER. Das pflanzenphysiologische Practicum, 2e Aufl., Jena, 1905.

E. DUCLAUX. Traité de Microbiologie, Paris, 1899.

E. GODLEWSKI. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIII, S. 491, 1882.

C. D. HARZ. Landwirthschaftliche Samenkunde, Berlin, 1885.

J. H. VAN 'T HOFF. Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie, 2e Auflage, Braunschweig 1901.

M. JAVILLIER. Sur l'influence favorable de petites doses de zinc sur la végétation du Stérigmatocystis nigra v. Tgh. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, 9 Déc., 1907.

KJELDAHL. Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet, Bd. 1, pag. 121, 1879.

U. KREUSLER. Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe (Assimilation und Athmung) der Pflanzen, Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 16, S. 711, 1887.

U. KREUSLER. Beobachtungen über Assimilation und Athmung der Pflanzen, Landwirthsch. Jahrbücher Bd. 19, S. 649, 1890.

F. LAFAR. Handbuch der technischen Mykologie, 3er Bd., Jena, 1905—1908.

R. H. LOCK. On the Growth of Giant Bamboos, with special Reference to the Relation between Conditions

of Moisture and the Rate of Growth, Annals of the Royal Botan. Gardens Peradeniya, vol. II, pag 211, 1904.

G. L. C. MATTHAEI. On experimental Researches on vegetable Assimilation and Respiration, Philosophical Transactions, vol. 197 B., pag. 47, 1905.

A. MAYER. Die Abhängigkeit der Pflanzenathmung von der Temperatur. Landwirthsch. Versuchsstationen. Bd. XIX, 1876.

A. MAYER. Agriculturchemie, 5e Auflage, Heidelberg, 1902.

W. PALLADIN. Influence des changements de température sur la respiration des plantes, Revue générale de Botanique, vol. XI, pag. 241, 1899.

W. PALLADIN. Die Arbeit der Atmungsenzyme der Pflanzen unter verschiedenen Verhältnissen. Zeitschrift f. physiol. Chemie, Bd. 47, S. 407, 1906.

W. PALLADIN. Ueber das Wesen der Pflanzenatmung. Bioch. Zeitschrift, Bd. XVIII, S. 151, 1909.

PEDERSEN. Mittheilungen aus dem Carlsbader Laboratorium, H. 1, S. 59, 1878. Entnommen aus: W. DETMER. Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen, 1880.

W. PFEFFER. Ueber intramoleculare Athmung. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, Bd. 1. S. 636, 1885.

K. PURIEVITCH. Influence de la température sur la respiration des plantes. Annales des Sciences naturelles. Botanique, 9e série, tome 1, pag. 1, 1905.

O. RICHTER. Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Berichte d. d. botan. Gesellsch., Bd. XXI, S. 180, 1903.

L. RISCHAVI. Einige Versuche über die Athmung der Pflanzen. Landwirthsch. Versuchsstationen, Bd. XIX, 1876.

L. RISCHAVI. Zur Frage über die Athmung der Pflanzen, Schriften der neurussischen Gesellschaft der Naturforscher, Bd. V, 1877. (Referat in: Just. Botan. Jahresbericht, Bd. V, S. 721, 1877).

A. M. SMITH. The Application of the Theory of limiting Factors to Growth Measurements, Annals of the Royal Botan. Gardens Peradeniya, vol. III, pt. II, pag. 303, 1906.

A. M. SMITH. Respiration of Hydrilla verticillata, Proceedings of the Cambridge Phil. Soc., vol. XIV, pag. 296, 1907.

C. WINKLER. Practische Uebungen in der Massanalyse, 3e Aufl., Leipzig, 1902.

A. V. WOLKOFF und A. MAYER. Beiträge zur Lehre über die Athmung der Pflanzen, Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 3, S. 481, 1874.

W. ZALENSKI. Zur Frage über die Wirkung von Reizen auf die Atmung der Pflanzen, Memoiren des Instituts für Land- und Forstwirthschaft in Novo-Alexandria, Bd. XV, 1902. (Referat in: Botan. Centralblatt, Bd. 95, S. 251, 1904).

E. ZIEGENBEIN. Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Athmung keimender Kartoffelknollen, sowie anderer Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXV, S. 563, 1893.

ERKLÄRUNG DER TAFELN.

Tafel I.	Fig. 1.	Atmung bei	32°.6	C.
	Fig. 2.	„ „	34°	C.
	Fig. 3.	„ „	35°	C.
	Fig. 4.	„ „	37°.4	C.
	Fig. 5.	„ „	39°	C.
	Fig. 6.	„ „	40°	C.
	Fig. 7.	„ „	43°	C.

Die punktierten Teile der Kurven in Fig. 6 und 7 sind konstruiert worden nach Zahlen aus früheren Versuchen; nur die gezogenen Teile entsprechen den Beobachtungen der hier behandelten Versuche.

In diesen Figuren bezeichnen die Ordinaten das Quantum ausgegebene CO_2 in m.g., die Abscissen die Zeit.

Tafel II. Bild der Atmung von Pisum nach der Blackman'schen Theorie. Erklärung im Texte, Seite 178.

Tafel III. Ein ähnliches Bild für Triticum.

Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes.

von

C. J. RUTTEN—PEKELHARING.

(mit Tafel IV, V, VI en VII).

Einleitung.

Im Sommer 1908 fand Blaauw [1]) bei Lichtreizversuchen, dass die Präsentationszeit mit der Intensität des benutzten Lichtes umgekehrt proportional ist. Zahlen, die Bach [2]) über den Zusammenhang von Präsentationszeit und Grösse der wirksamen Kraft bei Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreizung publiziert hatte, weckten bei Blaauw die Vermutung, dass bei Schwerkraftreizen ein ähnliches Gesetz wie bei Lichtreizen bestehe.

Herr Professor Went gab mir die Gelegenheit, in seinem Laboratorium und unter seiner Leitung, diese Sache näher zu untersuchen. Die hierbei erhaltenen Resultate waren Ursache, dass die Frage gestellt wurde, inwiefern Übereinstimmung zwischen dem Licht- und Schwerkraftreiz bestehe. Auch diese Frage habe ich experimentell untersucht. Die Arbeit zerfällt also in zwei Teile, der erste beschäftigt sich

---

1) A. H. Blaauw, Zittingsverslag van de K. Akad. van Wet., Amsterdam, Sept. 1908.

2) H. Bach, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIV. 1907.

mit Dauer und Intensität des Reizes, mit der Stellung, in der die Perzeption am kräftigsten ist und mit den Nachwirkungen; der zweite Teil mit der Analogie und dem Unterschied zwischen der Perzeption des Schwerkraft-Zentrifugalkraft- und Lichtreizes und mit den Theorien, die über die Perzeption der Schwerkraft gemacht worden sind, im Besonderen mit der Statolithentheorie.

KAPITEL I.

Die Literatur.

In diesem Kapitel werde ich die Literatur besprechen, die sich mit der Intensität und der Dauer des Reizes und mit der Stellung, in welcher am kräftigsten perzipiert wird, beschäftigt.

§ 1. Literatur-Übersicht.

Sachs[1]) war der erste, der eine wichtige Mitteilung über den Zusammenhang zwischen Organ-Stellung und Perzeption tat. Zwar hatte schon vor ihm u.m. Dutrochet[2]) Versuche gemacht, deren Wert später von Fitting[3]) erkannt wurde, aber in der Zeit ihrer Veröffentlichung trugen sie nicht dazu bei, die Frage zu klären. Sachs meinte, mehr aus theoretischen als aus experimentellen Gründen, dass: „die Krümmung um so stärker ausfällt, „je mehr sich dieser Winkel, den ich allgemein den Ablen-„kungswinkel nennen will, einem Rechten nähert; ist also „der Ablenkungswinkel ein Rechter, so tritt das Maximum „der Wachsthumsdifferenz der Ober- und Unterseite, also „die stärkste Krümmung ein".

Sachs trennt noch nicht die Perzeption von der Reaktion des Reizes. Pfeffer[4]) zuerst hat diese Begriffe scharf

---

1) J. Sachs. Arb. des bot. Inst. i. Würzburg, Bd. I, Heft III, S. 454, 1873. Ges. Abh., Bd. II, S. 843.

2) H. Dutrochet. Mémoires pour servir etc., Paris 1837.

3) H. Fitting. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905, S. 232.

4) W. Pfeffer. *a*) Pflanzenphysiologie, 1e Aufl. 1881. *b*) Die Reizbarkeit der Pflanzen, Leipzig 1893.

unterschieden. In den ersten Abhandlungen aber, in denen er Versuche beschrieb, die auf Anregung der Sachsschen Hypothese über den Einfluss des Ablenkungswinkels von 90° gemacht wurden, fühlt man den Unterschied noch nicht und deshalb sind die Schlüsse oft falsch, wenn auch die Beobachtungen richtig sein mögen.

Bateson und Darwin [1]) wollten die Sachssche Hypothese experimentell beweisen und kamen durch die Beobachtung der Nachkrümmungsgrösse zu dem Schluss, dass die maximale Reaktion in der Tat nach Reizung in der horizontalen Stellung auftritt. Später gab Darwin [2]) noch eine andere Methode an, indem er die sogenannte Perzeptionszone in der Reizstellung anheftete, aber die Resultate waren nicht derartig, dass er etwas Positives schliessen konnte.

Elfving [3]) fand die maximale Reaktion in der inversen Stellung.

Pertz [4]) macht eine Mitteilung, die sie später widerruft [5]).

Ganong [6]) publiziert einige Schlüsse von Stone, jedoch nicht die Versuche, aus denen sie hergeleitet sind.

Brzobohaty [7]) findet eine maximale Reaktion nach Reizung in einer Stellung von 157°30′ und schliesst daraus, dass in dieser Stellung die Schwerkraft am kräftigsten perzipiert wird.

Weil in seinen Versuchen die Reaktion zuerst anfängt

1) A. Bateson and F. Darwin. Annals of Botany, Vol. II, 1888.

2) F. Darwin, Annals of Botany, Vol. XIII, 1899.

3) Elfving, Referat von F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895.

4) D. F. M. Pertz, Annals of Botany, Vol. XIII, 1899.

5) D. F. M. Pertz, Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.

6) W. F. Ganong, Bot. Gazette, Bd. XXIX, 1905, S. 136.

7) K. Brzobohaty, Referat von B. Němec, Bot. Centralbl., Bd. XCII, 1902.

und die Nachwirkung am stärksten ist nach Reizung in horizontaler Stellung, meint Massart [1]) dass auch die Perzeption der Schwerkraft dann am stärksten ist.

Endlich kam Czapek [2]) durch Versuche zu dem Resultat, dass bei einem Ablenkungswinkel von 135° die grösste Nachwirkung erhalten wird, dass also dann die Reaktion am kräftigsten sei. Deshalb meint er, dass die Theorien über die Schwerkraft-Perzeption von Ciesielski [3]), Sachs [4]), Noll [5]) und Wortmann [6]) falsch sind, weil sie auf der Annahme beruhen, dass in der horizontalen Stellung der geotropische Reiz am kräftigsten perzipiert wird. Abgesehen von dem, was von diesen Theorien sich noch bis heute als wertvoll erwiesen hat, abgesehen auch von der Mitteilung von Noll [7]), dass selbst, wenn Czapek's Schlüsse richtig sind, dies seine Theorie nicht beeinträchtigt, hatte Czapek überhaupt nicht das Recht zu seinem absprechenden Urteil, weil er von dem Begriff „Reaktion" gleich überging auf den der Perzeption und also die Reaktion stillschweigend als Mass für die Perzeption betrachtete.

Später versuchte Czapek [8]) durch Bestimmung der Reaktionszeit bei verschiedenen Zentrifugalkräften, einen Einblick in die Grösse der Perzeption zu erhalten, jedoch

---

1) J. Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures, Bruxelles 1902.

2) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895.

3) Th. Ciesielski, Cohn's Beiträge zur Biologie, Bd. I, Heft 2, 1875.

4) J. Sachs, Lehrbuch, 4ter Druck, S. 813.

5) F. Noll, Über heterogene Induktion, Leipzig 1892, S. 17, 33.

6) J. Wortmann, Bot. Ztg. Bd. XLV, 1887.

7) F. Noll, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900.

8) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898.

ohne Erfolg. In einer späteren Abhandlung Czapeks [1]) kommt mehr Klarheit. Er unterscheidet deutlich Impressionszeit, Präsentationszeit und Reaktionszeit. Aber Verwirrung ist immer noch da, seine Annahme, dass die kürzeste Zeit, in der der Reiz perzipiert wird, der Präsentationszeit gleich zu stellen ist, führt zu einem Streit mit Noll [1]) über die Klinostatentheorie. Zwar vermutet er, dass die Zeit, während der der Reiz wirken muss, um von der Pflanze perzipiert zu werden oder die Zeit, während der der Reiz wirken muss um eine sichtbare Reaktion zu erzeugen, wichtig für die Beurteilung des Reizprozesses sein kann; allein er bleibt bei der beilaüfig gemachten Beobachtung [2]), dass eine Untersuchung über die Präsentationszeit bei verschiedenen Zentrifugalkräften vielleicht erfolgreicher sein würde als die Untersuchung der Reaktionszeit.

Untersuchungen mit intermittierender Reizung und Ruhe, wie sie schon von Wiesner [3]) für das Licht gemacht waren, trugen dazu bei, das Interesse von den Reaktionserscheinungen auf die Reizperzeption hin zu lenken. Es zeigte sich, dass dies eine schwierige Untersuchung war. Die ersten Untersuchungen ergaben viele, sich gegenseitig widersprechende Tatsachen. Zu diesen Arbeiten sind die von Czapek [4]), Jost [5]), Noll [6]), Wachtel [7]) und Darwin und Pertz [8]) zu rechnen.

1) F. Noll, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900.
2) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898, S. 192.
3) J. Wiesner, Hel. Erscheinungen II, S. 24 des Separatabdruckes.
4) F. Czapek, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1e Abt., Bd. CIV, 1895.
5) L. Jost, Biol. Centralbl., Bd. XXII, 1902.
6) F. Noll, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XX, 1902.
7) M. Wachtel, Siehe W. Rothert, Bot. Ztg., Bd. LVII, 1899.
8) F. Darwin and D. F. M. Pertz, Annals of Botany, Vol. VI, 1892, Vol. XVII, 1903.

Wichtige Resultate mit intermittierender Reizung erhielt Newcombe [1]). Er verurteilt die Methode, aus den Nachwirkungen auf die Perzeption zu schliessen. Er vergleicht direkte Reaktionen bei Reizungen, kürzer dauernd als die Reaktionszeit, in verschiedenen Stellungen; ferner aber lässt er zwei entgegengesetzte Reize auf die Pflanze wirken und beobachtet, ob eine derselben dann noch zur Reaktion führt. Seine Versuche berechtigen ihn zu der Aussage, dass die Sachs'sche Hypothese in der Tat richtig ist, dass also in der horizontalen Stellung der Reiz am stärksten perzipiert wird. Die Abhandlung von Newcombe ist kurz und es ist gewiss nicht zu bedauern, dass ähnliche Versuche mit ähnlichen Schlüssen zur gleichen Zeit von Fitting [2]) publiziert wurden. Dieser gibt viel ausgedehntere Versuche und mehr theoretische Betrachtungen. Er legt den Nachdruck darauf, dass die Grösse der Reaktion kein Mass für die Perzeption sei. Auch seine Versuche sind so angestellt worden, dass verschiedene Reize untereinander verglichen werden. Ebenso wie Newcombe findet er, dass der Schwerkraft-Reiz in der horizontalen Stellung am kräftigsten perzipiert wird, er geht aber weiter und findet, dass bei jedem Ablenkungswinkel die Perzeption dem Sinus des Ablenkungswinkels proportional ist. Es ist von Belang, dass schon Noll [3]) in seinen theoretischen Erörterungen über die Reizfelder vorhergesagt hatte, dass die Perzeption dem Sinus des Ablenkungswinkels proportional sein müsse. Er selbst scheute sich damals vor dem Experiment. Durch Fittings Versuche wird der Streit über die Klinostatentheorie zu Gunsten Nolls beendet. Czapek [4]) erkennt die Richtigkeit von

1) F. C. Newcombe, Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.
2) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905.
3) F. Noll, Über heterogene Induktion, Leipzig 1892, S. 32.
4) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIII, 1906.

Fittings Versuchen und Schlüssen an, aber er bleibt dabei, dass die Nachkrümmung am stärksten sei bei einem Ablenkungswinkel von 135°.

Durch eine Arbeit von Haynes [1]), die ihre Schlüsse aus Versuchen über Nachwirkung und intermittierende Reizung zieht, wird noch einmal die Richtigkeit der Beobachtungen Newcombes und Fittings dargetan. Derjenige Teil von Fittings Arbeit, der sich mit der Präsentationszeit beschäftigt, ist vielleicht der theoretisch schwächste. Fitting [2]) diskutiert die Möglichkeit, dass diese bei der Betrachtung der Reizvorgänge nicht als primär aufgefasst werden muss, sondern als eine Funktion der Reaktions- und Relaxationszeit.

Diese Annahme hat keine rein experimentelle Basis und wird denn auch, freilich ebenfalls theoretisch, von Polowzow [3]) bekämpft. Fitting selbst aber betonte schon, dass es wünschenswert sei, die Präsentationszeit näher zu untersuchen und so erschien denn auch die unter seiner direkten Leitung gemachte Arbeit von Bach [4]). Dieser findet, dass Präsentationszeit und Reaktionszeit beide sehr abhängig von verschiedenen Aussenbedingungen sind und ferner, dass die Präsentations- und Reaktionszeit mit der Grösse der wirksamen Kraft (Komponente der Schwerkraft oder Zentrifugalkraft) sich ändert. Letzeres hatte zum Teil Czapek schon gefunden. Bach vergleicht die Zahlen für die Reaktions- und Präsentationszeit und findet, dass diese sich nicht analog ändern. Weiter ist man vorläufig nach dieser Richtung hin noch nicht gekommen

---

1) J. A. Haynes, The American Naturalist, Bd. XXXIX, 1905.

2) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905, S. 366.

3) W. Polowzow, Unters. über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Jena 1909, S. 134.

4) H. Bach, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIV, 1907.

und man würde fast dazu neigen mit Polowzow zu sagen, dass der Begriff der Präsentationszeit, für den einerseits Fitting[1]) eine Formel gab, mit der man nichts anzufangen weiss, die aber anderseits sich scheinbar unregelmässig ändert, ein missliches Ding ist.

Arbeiten auf dem Gebiet des Lichtreizes brachten aber darin eine Veränderung. Blaauw[2]) und Fröschel[3]) fanden, unabhängig von einander, dass bei phototropischer Reizung mit Licht von verschiedener Intensität die Präsentationszeiten und Intensitäten einander umgekehrt proportional sind. Beide suchten analoge Fälle auf anderen Gebieten und beide betrachteten Bachs Resultate aus diesem Gesichtspunkt.

Fröschel schliesst aus den von Bach gegebenen Kurven, dass das (von ihm sogenannte) „Hyperbelgesetz" auch für Geotropie gelte.[4]) Blaauw sagt, dass Bachs Zahlen darauf hinweisen.[5]) Die Anzahl der Beobachtungen ist aber zu gering, die Schwankungen sind sehr gross und die Abweichungen — hauptsächlich bei kleinen Kräften — derartig, dass Herr Professor Went[6]) eine ausgedehntere und genauere Untersuchung für wünschenswert hielt.

Aus den älteren Untersuchungen geht hervor, dass die Präsentationszeit diejenige Zeit ist, während der man reizen

---

1) H. Fitting, l. c., p. 364. Präsentationszeit $> \frac{y}{x+1}$.

2) A. H. Blaauw, *a.* Zittingsverslag van de K. Akad. van Wet. Amsterdam, Sept. 1908; *b.* Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, Vol. V, 1909.

3) P. Fröschel, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., in Wien, Math.-natw. Kl., 1e Abt., Bd. CXVII, 1908.

4) P. Fröschel, *a.* l. *c.* *b.* Oesterr. bot. Zeitschrift, Jahrg. 1909, no. 2. *c.* Naturw. Wochenschrift, 1909.

5) A. H. Blaauw, l. c. sub. b., S. 250.

6) F. A. F. C. Went, Zittingsverslag van de K. Akad. van Wet., Amsterdam, Sept. 1908.

muss um nach der latenten Periode noch gerade eine Krümmung zu erhalten.

Es ist von Belang auf die Formulierung, „noch gerade eine Krümmung" hinzuweisen. Polowzow [1]) zitiert dies aus Pfeffer [2]) und bemerkt dabei, dass die Präsentationszeit als Mass nicht zu gebrauchen sei, da Krümmungen, die nur eben beobachtet werden können, keine zuverlässige Basis bilden.

In der Praxis aber ist dies weniger wichtig als es theoretisch zu sein scheint, da die Krümmungen, sobald sie sichtbar werden, meistens genügend kräftig sind um beurteilt werden zu können.

Die Ausnahmefälle bespreche ich später, sie rechtfertigen Polowzows Angriff nicht.

Die Präsentationszeit ist kein absolutes Mass, aus den Arbeiten von Moisescu [3]), Polowzow [4]) und Bach [5]) geht, obwohl diese Autoren über diesen Punkt unter sich gar nicht einig sind, hervor, dass der Krümmungsprozess schon angefangen hat, bevor er sichtbar wird. Aber das Sichtbarwerden der Krümmung ist für einen Untersucher, der stets in derselben Weise — sei es mit dem unbewaffneten Auge, sei es mit einer stets gleichen Lupevergrösserung — urteilt, ein fester Punkt in dem Krümmungsprozess, der als Indikator einer bestimmten Reaktion benutzt werden kann.

Die Untersuchungen von Bach [6]) haben gezeigt, dass die Präsentationszeit in hohem Grade von den Aussenbe-

1) W. Polowzow, l. c. S. 135, 136.
2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, 2e Aufl. 1904, S. 623.
3) N. Moisescu Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXIII, 1905.
4) W. Polowzow, l. c., S. 138.
5) H. Bach, l. c., S. 113.
6) H. Bach, l. c., S. 66.

dingungen abhängig ist. Sehr stark ist der Einfluss der Temperatur während der Reiz- und Reaktionszeit. Auch die Länge der benutzten Keimlinge scheint einigen Einfluss auszuüben und selbst glaubte Bach bemerkt zu haben, dass die Temperatur bei welcher die Objekte aufgewachsen sind, die Stärke der Perzeption und Reaktion beeinflusse.

§ 2. Einige allgemeine Bemerkungen. Bachs Zahlen.

Die Bestimmung der Präsentationszeiten bietet keine prinzipiellen Schwierigkeiten; man muss nur dafür sorgen, die Versuchsfehler auf ein Minimum zu reduzieren. Die Einrichtung des Utrechter botanischen Instituts ermöglicht eine sehr genaue Arbeit. Den ersten Teil meiner Versuche machte ich in einer Dunkelkammer in dem Laboratoriumsgewächshaus, wo während des Winters die Temperatur gut reguliert werden konnte. Hier wuchsen auch die Keimlinge auf, also in den gleichen Lebensbedingungen wie während der Versuche. Die Abwesenheit einer Gasleitung und die Dampfheizung schützten vor Verunreinigung der Atmosphäre. Ist ja die Reinheit der Atmosphäre bei diesen Versuchen sehr wichtig, wie aus den Untersuchungen von Richter[1]) über den Einfluss von Gasen auf die Reaktionsfähigkeit hervorgeht.

Als Material benutzte ich hauptsächlich Coleoptile von *Avena sativa*. Es ist bekannt, dass diese sehr reizempfindlich sind und dass sie gleichmässig reagieren, was notwendig ist bei einer Untersuchung, wo kleine Störungen schon derartige Änderungen in den Ergebnissen verursachen,

---

1) O. Richter, *a.* Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXI, 1903. *b.* Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss, Wien, Math.-naturw. Kl., 1e Abt., Bd. CXV, 1907. *c.* Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVI, 1909.

dass dieselben nicht mehr benutzt werden können. Die Untersuchungen von Blaauw[1]) und zum Teil auch eine Mitteilung von Pringsheim[2]) haben gezeigt, dass *Avena*-Coleoptile für die Wirkung des roten Lichtes praktisch unempfindlich sind. Zur Beleuchtung benutzte ich also ein electrisches Glühlicht dass unter eine Sachssche Glocke mit Saffranin-Lösung gefüllt, gestellt wurde oder auch eine Glühlampe aus rotem Glase. Auch mit Wurzeln und zwar mit *Lepidium sativum* wurden einige Versuche vorgenommen. Während der wärmeren Monate war es nicht möglich die Temperatur in dem Gewächshause konstant zu halten, so dass während dieser Zeit die Versuche in einer ventilierten Dunkelkammer gemacht wurden, wo die Temperatur nicht sehr schwankte und wo die Gasleitung von Anfang an abgeschlossen worden ist.

Zweck der Untersuchung war also, zu entscheiden, ob, ebenso wie bei dem Licht das Produkt der Intensität und Präsentationszeit konstant ist, diese selbe Konstanz auch bei der Schwerkraft für das Produkt von Kraft und Präsentationszeit gefunden werden kann. Die Änderung in der Grösse der Kraft erhält man, indem man Zentrifugalkraft anwendet oder indem man die Pflanze unter einem Winkel aufstellt. In letzerem Fall empfindet die Pflanze — der Sachs-, Newcombe-, Fittingschen Regel zufolge — nur die senkrecht zur Pflanze wirkende Schwerkraft-Komponente, oder: Die Perzeption der Schwerkraft ist dem Sinus des Ablenkungswinkels proportional. An dieser Stelle schalte ich die Zahlen von Bach ein.

1) A. H. Blaauw, Recueil des Travaux Bot. Néerl., S. 276.

1) E. Pringsheim Jun., Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXVII, 1908.

Tabelle I. *Sprosse von Vicia Faba.* (Bach).

a. mit Zentrifugalkraft, Temp.: 19° C — 26° C.

Kraft.	Präsentationszeit.	Produkt in mgsec.
1.07 mg.	480″	**513** mgsec.
1.75 „	270″	**472** „
3.00 „	180″	**540** „
5.25 „	120″	**630** „
10.65 „	60″	**639** „
19.40 „	30″	**582** „
27.35 „	15″	**410** „
0.71 „	600″	**426** „
0.60 „	1500″	**900** „
0.40 „	1800″	**720** „
0.14 „	3000″	**420** „

b. mit Aufstellung unter einem Winkel, Temp.: 18°.5 C — 23° C.

Kraft.	Präsentationszeit.	Produkt in mgsec.
sin. 90° × mg. = 1.— mg.	450″	**450** mgsec.
sin. 60° × „ = 0.866 „	600″	**520** „
sin. 45° × „ = 0.7071 „	690″	**488** „
sin. 30° × „ = 0.5 „	840″	**420** „
sin. 15° × „ = 0.259 „	1080″	**280** „

(Die Präsentationszeit ist in Sekunden angegeben worden; bei den Zentrifugalkräften ist aus den angegebenen Grenzen der Schwankung für jeden Versuch das Mittel berechnet worden).

KAPITEL II.

Versuche mit Schwerkraft.

In diesem Kapitel werde ich Versuche mit *Avena* und *Lepidium* besprechen, um zu entscheiden, ob die Präsentationszeiten den wirkenden Komponenten der Schwerkraft umgekehrt proportional sind.

§ 3. Versuche mit *Avena sativa.*

Die Haferfrüchte wurden von den Spelzen befreit, eine Nacht in Wasser geweicht und dann während zwei Tagen in Schalen mit nassem Sägemehl im Dunkeln der Keimung ausgesetzt. Dann wurden die Keimlinge in länglichen Zink-Behältern (20 × 3 × 3 cM.) mit gesichteter Gartenerde (15 bis 20 Stück in einer Reihe) gepflanzt; nach zwei Tagen eigneten sich die im Dunkeln aufgewachsenen Coleoptile für den Versuch. Vor dem Anfang jedes Versuches wurden nicht ganz grade, und sehr lange oder sehr kurze Coleoptile entfernt. Ich arbeitete also in jedem Versuch mit einer grösseren Anzahl von Pflanzen, um die individuellen Unterschiede auszugleichen. Schon von altersher hat man mit Nachdruck betont, dass man bei physiologischen Versuchen mit einer grösseren Anzahl Objekten arbeiten müsse und dass man soviel wie möglich Kontrollversuche anordnen müsse. Polowzow [1]) verteidigt eine andere Meinung.

---

1) W. Polowzow, Die Reizerscheinungen bei den Pflanzen S. 42.

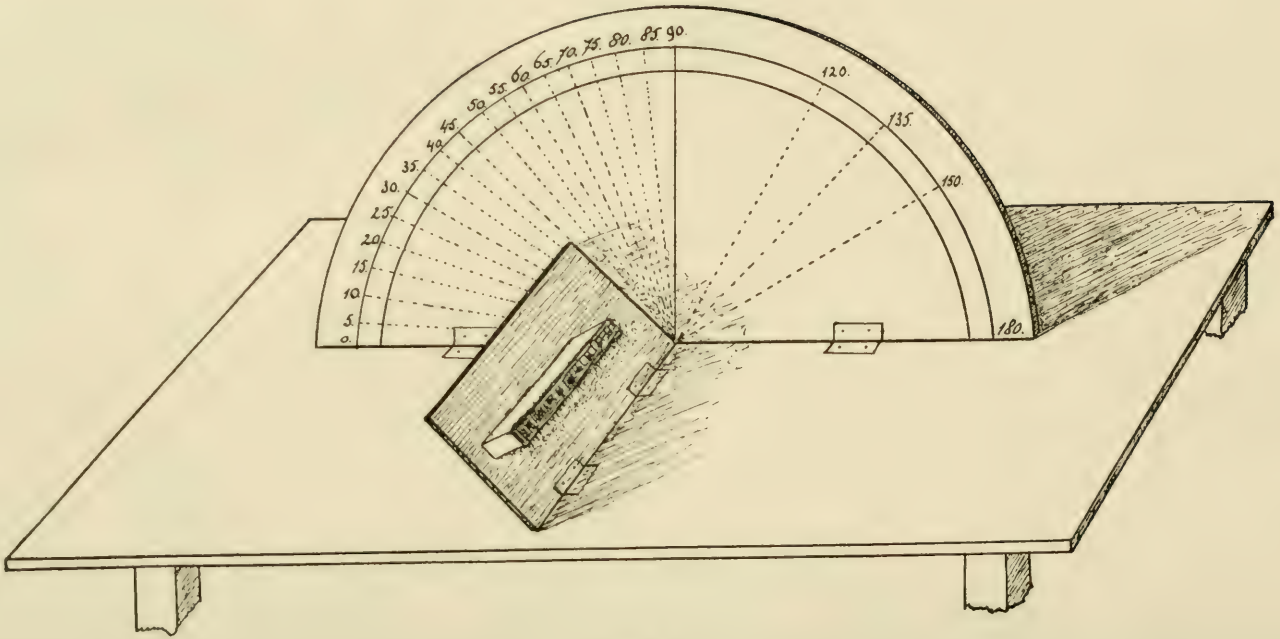
In ihrer Arbeit gibt sie Zahlen und Kurven über Beobachtungen an einem einzelnen Individuum. Diese geben eine Übersicht über den Verlauf der Prozesse, aber sie haben keinen Wert als Massstab für die Reaktion auf bestimmte Änderungen der Lebensbedingungen, weil man nicht weiss, inwiefern die nach einander benutzten Objekte individuell verschieden oder gleich sind. Vergleichbar sind nur die Reaktionsmittel zahlreicher Individuen [1]. Wenn es möglich ist, den Faktor, dessen Wirkung man ergründen will, in sehr hohem Masse zu änderen (wie z. B. Blaauw bei Lichtversuchen tun konnte, indem er Intensitäten von 0.00017 Meterkerzen bis 26225 Meterkerzen, also in einem Verhältnis von $1 : 140 \times 10^6$ anwandte), so kann man mit einer geringen Genauigkeit zufrieden sein. Aber wenn die Änderungen der wirkenden Kraft nur gering sein können, dürfen die Ergebnisse, um noch überzeugend zu sein, nicht zu sehr aus einander gehen. Auch muss man dafür sorgen, soviele Beobachtungen wie nur möglich zu machen, um zeigen zu können, dass vorkommende Schwankungen in der Tat unregelmässig sind.

Vor dem Versuch wurde der Behälter auf ein Brett befestigt (Fig. 1, S. 256), letzteres war mittels Scharnieren mit dem Tisch verbunden, sodass es bequem und rasch in jede beliebige Winkelstellung gebracht werden konnte.

An Ketten, die von der Decke herabhingen, wurde das freie Ende des Brettes mittels Haken angeheftet. Das Brett diente zugleich als Zeiger auf einem Gradbogen, der senkrecht hinter ihm aufgestellt war, sodass das Zentrum des Winkelmasses mit der Drehungsachse des Brettes zusammenfiel. Abgelesen wurde also der Winkel, den das

---

1) Siehe hierüber auch: A. H. Blaauw, Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, Vol. V, 1909 und H. Fitting, Zeitschrift für Botanik, Bd. I, 1909.



Figur 1.

Brett mit der Horizontalen machte; die senkrecht zum Brette stehenden Pflänzchen machten dann den gleichen Winkel mit der Vertikalen, sodass der abgelesene Winkel dem „Ablenkungswinkel" gleich war. Im allgemeinen ist es Gewohnheit, nach geotropischer Reizung die Keimlinge während der latenten Periode auf dem Klinostate drehen zu lassen. Weil es aber nicht der Zweck der Versuche war, die Grösse der Krümmung zu bestimmen, sondern nur, um zu unterscheiden, ob überhaupt eine Krümmung auftrete, so habe ich versucht, ob zurückbringen in die vertikale Stellung nach der Reizung nicht genügen würde. Fitting [1]) und Newcombe [2]) haben mit Nachdruck darauf hingewiesen, dass man bei Benutzung des Klinostaten dafür sorgen muss, dass die Achse genau horizontal steht, von Harreveld [3]) hat gezeigt, dass selbst bei sorgfältiger horizontaler Einstellung der Achse und Zentrierung der Belastung, die bis jetzt konstruierten Klinostaten doch noch kleine Fehler verursachen, die bei sehr genauer Arbeit und bei lang anhaltender Drehung der Objekte, die Genauigkeit der Ergebnisse beeinträchtigen können. Deshalb war es mein Bestreben, den Klinostaten möglichst wenig zu benutzen.

Eine Bemerkung Fittings [4]), dass die Benutzung seines intermittierenden oder des alten Klinostaten in den Ruheperioden zwischen den Reizungen keinerlei Unterschied in dem Auftreten der Krümmung verursache, deutete schon den Ausgang dieses Versuches an. Ich stellte zwei Versuchsreihen an. In der einen stellte ich die Keimlinge nach der Reizung vertikal, in der anderen befestigte ich sie an der horizontalen Klinostatenachse.

---

1) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905, s. 312.

2) F. C. Newcombe, Annals of Botany, Vol. XIX, 1905, s. 321.

3) Ph. von Harreveld, Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, Vol. III, 1907.

4) H. Fitting, l. c., S. 337.

Tabelle II. Coleoptilen von *Avena sativa*. Reizung in der horizontalen Stellung.

(In der ersten Reihe ist die Temperatur während des Versuches in Celsius-Graden angegeben; in der zweiten die Anzahl der jedesmal gebrauchten Pflänzchen, in der dritten die Zahl der gekrümmten Keimlinge. In der vierten Reihe steht die Anzahl der gekrümmten Pflanzen, in Prozenten der Gesamtzahl der benutzten Pflanzen umgerechnet; in der fünften die Zeit, während welcher die Pflanzen gereizt wurden.

a. latente Periode in der Vertikalen Stellung.

Temp.	Anzahl der benutzten Keimlinge.	Anzahl der gekrümmten Keimlinge	% der gekrümmten Keimlinge.	Reizzeit.	Reaktionszeit.
24°	12	12	100%	4′52″	ungefähr 36 min.
	10	8	80%	5′	
24°	12	10	83%	4′45″	
23°.5	12	6	50%	4′29″	
23°	12	0	0%	4′	

b. latente Periode auf dem Klinostaten.

Temp.	Anzahl der benutzten Keimlinge.	Anzahl der gekrümmten Keimlinge.	% der gekrümmten Keimlinge.	Reizzeit.	Reaktionszeit.
22°.5	12	12	100%	4′36″	ungefähr 32 min.
23°.5	13	11	84%	4′39″	
22°.5	14	10	71%	4′43″	
23°.5	12	6	50%	4′36″	
22°.5	12	0	0%	4′5	

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich:

Die Präsentationszeit ist gleich gross, wenn man die Pflanzen in der latenten Periode auf der horizontalen Klinostatenachse drehen lässt oder wenn man sie vertikal stellt.

Die Reaktionszeit scheint sich etwas zu ändern; auch ist die Krümmung bei den Keimlingen, die nicht auf dem Klinostate gestanden haben, weniger intensiv. Doch, wie gesagt, ich brauchte nur zu beurteilen, ob eine Krümmung überhaupt auftrete und das ging sehr gut, auch ohne Klinostaten. Über die Einrichtung dieser und aller späteren Versuche kann ich noch die nachfolgenden Einzelheiten mitteilen.

Um sicher zu sein, dass die nicht-gekrümmten Pflänzchen durch ungenügende Reizung und nicht durch individuelle Krümmungsunfähigkeit gerade geblieben waren, legte ich nach Beendigung des Versuches die Behälter noch einmal horizontal und überzeugte mich nach drei Viertelstunden, ob die geraden Keimlinge dann eine Krümmung aufwiesen. Dies war beinahe stets der Fall. Wenn aber einzelne Pflänzchen sich als reaktionsunfähig erwiesen, hielt ich diese immer von der Anzahl der gereizten ab. Unter den tausenden Pflanzen, die ich nach und nach untersuchte, waren jedenfalls nicht mehr als zwanzig Krümmungsunfähige. Durch dieses Ergebnis wird ein Einwand von Polowzow[1]) über das Experimentieren mit mehr als einem Objekt hinfällig. Sie sagt nämlich, dass nicht-reagieren eines Teiles der Pflänzchen durch viele Ursachen erklärt werden kann. Ich glaube, dass meine Beobachtungen zeigen, dass dies bei gleichmässigen äusseren Faktoren und gleichmässigem Material nicht der Fall ist.

Die Dauer der Reizung wurde mittels eines Sekunden-

1) W. Polowzow, l. c., S. 40.

zählers bestimmt. Die Kulturbehälter wurden in der Ruhestellung der Pflänzchen (Stellung des Brettes also horizontal) eingesetzt; in demselben Augenblick, wo ich das Brett in einen Winkel mit der Horizontalen stellte, liess ich das Chronoskop gehen und stopfte es in dem Augenblick, wo ich das Brett in die horizontale Stellung zurückdrehte. Bei dieser Arbeitsweise kann der Beobachtungsfehler nicht mehr als einige Sekunden betragen. Nach der Reizung wurden die Keimlinge zuerst jede zehn, später jede fünf Minuten beobachtet. In dieser Weise wurde die Reaktionszeit ermittelt. Aber auch wurde sie bei jeder Winkelstellung bestimmt, indem die Pflänzchen in dem Reizzustand verharrten, bis sie eine Krümmung aufwiesen. Die Ergebnisse waren in beiden Fällen — mit einer Schwankung von einigen Minuten — die gleichen. Krümmungen, die ohne Klinostaten erhalten waren, blieben nicht lange deutlich; die Spitzen wurden bald wieder gerade, so dass nur eine unbestimmte s-förmige Krümmung des ganzen Coleoptils erübrigte. Bei Reizung in der horizontalen Stellung kann man schon 50 Minuten nach dem Anfang der Reizung (also nur 15 Minuten später als die Reaktionszeit) nicht mehr entscheiden, ob eine Krümmung eingetreten ist, wenn man die vorhergehenden Stadien nicht gesehen hat.

Pflänzchen, die eine Stunde nach der Reaktionszeit keine Krümmungen gezeigt hatten, wurden als ungekrümmt betrachtet. Die kleinen Temperaturschwankungen und die individuellen Unterschiede haben einen solchen Einfluss, wie aus Tabelle II hervorgeht, dass man für jeden Ablenkungswinkel mehrere Beobachtungen machen muss. Im Allgemeinen sieht man dann bei Abnahme der Reizzeit eine Abnahme der Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.

Ich gebe in den nachfolgenden Tabellen die Präsentationszeiten für eine Anzahl von Ablenkungswinkeln.

In der ersten Reihe ist die Temperatur während des Versuches angegeben, in der zweiten die Anzahl der benutzten Keimlinge, in der dritten die Anzahl der gekrümmten Keimlinge. Diese Anzahl in Prozenten der benutzten Pflanzen ausgedrückt, findet man in Reihe 4. Reihe 5 enthält die Reizzeiten und in Reihe 6 sind die Produkte von den Reizzeiten und der wirksamen Kraft in mg.sekunden angegeben.

Tabelle III. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen: 90°. Perzeption proportional mg. sin. 90° = 1 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mg.sek.	Reaktionszeit.
23°.5	12	12	100%	4′55″ = 295″	**295**	ungefähr
24°	12	12	100%	4′52″ = 292″	**292**	36 min.
22°.5	12	12	100%	4′36″ = 276″	**276**	
23°.5	13	11	84%	4′39″ = 279″	**279**	
24°	12	10	83%	4′45″ = 285″	**285**	
—	10	8	80%	5′ = 300″	**300**	
21°.5	11	8	73%	5′7″ = 307″	**307**	
26°	11	8	73%	4′13″ = 253″	**253**	
22°.5	14	10	71%	4′43″ = 283″	**283**	
23°.5	12	6	50%	4′36″ = 276″	**276**	
24°	12	6	50%	4′29″ = 269″	**269**	
22°.5	12	0	0%	4′5″ = 245″	**245**	
—	12	0	0%	4″ = 240″	**240**	

Tabelle IV. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen: *a*. 60° und *b*. 120°. Perzeption proportional = 0.866 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
a						
23°	13	13	100%	6′1″ = 361″	**312**	ungefähr 36 min.
23°	12	10	83%	5′23″ = 323″	**279**	
21°.5	9	7	78%	5′41″ = 341″	**295**	
24°	11	8	73%	5′25″ = 325″	**281**	
24°	14	8	57%	5′26″ = 326″	**282**	
23°	12	0	0%	4′39″ = 279″	**242**	
b						
23°	16	14	87%	5′56″ = 356″	**308**	
26°	13	10	77%	5′20″ = 320″	**277**	
23°	9	5	56%	5′32″ = 332″	**288**	

Tabelle V. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen: *a*. 45° und *b*. 135°. Perzeption proportional mg. sin. 45° = 0.7071 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
a						
22°.5	12	12	100%	6′12″ = 372″	**263**	ungefähr
24°	10	10	100%	6′11″ = 371″	**262**	36 min.
24°	12	12	100%	6′5″ = 365″	**258**	
23°.5	12	10	83%	6′1″ = 361″	**255**	
21°	10	7	70%	6′38″ = 398″	**281**	
24°	13	6	46%	6′6″ = 366″	**259**	
24°.5	12	4	33%	5′43″ = 343″	**243**	
—	9	2	22%	6′″ = 360″	**255**	
23°.5	12	1	8%	5′50″ = 350″	**247**	
22°.5	12	0	0%	5′43″ = 343″	**243**	
—	8	0	0%	5′ = 300″	**221**	
b						
23°	12	12	100%	6′20″ = 380″	**268**	ungefähr
23°	12	10	83%	6′3″ = 363″	**257**	36 min.
22°.5	10	7	70%	6′16″ = 376″	**266**	
24°	13	9	69%	6′4″ = 364″	**257**	
23°	13	8	61%	5′42″ = 342″	**242**	
23°	13	7	54%	5′40″ = 340″	**240**	
23°	11	5	45%	5′42″ = 342″	**224**	
26°	12	5	42%	5′45″ = 345″	**244**	
26°	13	5	38%	5′2″ = 302″	**214**	
23°.5	14	5	35%	5′20″ = 320″	**226**	
23°	14	3	21%	5′8″ = 308″	**218**	
22°	12	0	0%	5′″ = 300″	**221**	

Tabelle VI. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen: 40°. Perzeption proportional mg. sin. 40° = 0.6428 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
23°	13	13	100%	9′47″ = 550″	**354**	ungefähr
23°	12	11	91%	8′58″ = 558″	**346**	36 min.
24°	12	10	83%	7′11″ = 431″	**277**	
23°	13	9	70%	7′49″ = 469″	**301**	
24°	14	7	50%	7′21″ = 441″	**284**	
23°	12	3	25%	7′32″ = 452″	**291**	
23°	15	0	0%	7′ = 420″	**270**	

Tabelle VII. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen: *a*. 30° und *b*. 150°. Perzeption proportional mg. sin. 30° = 0.5 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
a 23°.5	12	12	100%	10′2″ = 602″	**301**	ungefähr
24°	14	12	86%	9′43″ = 583″	**292**	36 min.
24°	14	11	79%	9′32″ = 572″	**286**	
23°.5	12	9	75%	9′40″ = 580″	**290**	
21°.5	13	9	70%	10′22″ = 622″	**311**	
22°.5	31	17	55%	9′20″ = 560″	**280**	
24°	13	7	54%	9′ = 540″	**270**	
22°.5	10	5	50%	9′40″ = 580″	**290**	
22°.5	8	0	0%	8′59″ = 539″	**270**	

Fortsetzung Tabelle VII.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
b 24°	13	13	100%	9′49″ = 583″	**292**	
23°	15	14	93%	9′48″ = 588″	**294**	ungefähr
22°.5	12	10	83%	10′21″ = 621″	**311**	28 min.
24°	13	10	77%	9′2′ = 542″	**271**	
23°	14	8	57%	9′29″ = 569″	**285**	
23°	15	8	53%	8′58″ = 538″	**269**	
24°	12	3	25%	8′20″ = 500″	**250**	
23°	12	0	0%	7′58″ = 478″	**239**	

Tabelle VIII. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen: 25°. Perzeption proportional mg. sin. 25° = 0.4226 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
24°	10	10	100%	10′46″ = 646″	**273**	
22°.5	14	12	89%	10′21″ = 621″	**262**	ungefähr
24°	10	8	80%	10′16″ = 616″	**260**	36 min.
—	8	6	78%	10′15″ = 615″	**260**	
24°	14	9	64%	10′15″ = 615″	**260**	
24°	11	6	55%	10′7″ = 607″	**256**	
22°.5	14	3	21%	10′3″ = 603″	**255**	
23°.5	12	0	0%	9′32″ = 572″	**242**	

Tabelle IX. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen 20°. Perzeption proportional mg. sin. 23° = 0.342 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
22°.5	17	17	100%	12′34″ = 754″	258	
24°	14	13	93%	12′27″ = 747″	255	ungefähr
24°	10	8	80%	12′23″ = 743″	254	36 min.
22°.5	13	10	77%	12′33″ = 753″	257	
22°.5	17	12	70%	12′ = 720″	246	
24°	11	6	55%	12′15″ = 735″	251	
22°.5	12	5	42%	12′ = 720″	246	
23°.5	12	0	0%	11′49″ = 709″	243	

Tabelle X. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel mit der Vertikalen: 159°. Perzeption proportional mg. sin. 21° = 0.358 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Produkt in mgsec.	Reaktionszeit.
23°.5	12	12	100%	13′5″ = 785″	281	
23°.5	10	9	90%	12′30″ = 750″	268	ungefähr
23°	13	9	69%	12′25″ = 745″	267	23 min.
23°.5	15	7	46%	12′10″ = 730″	262	
23°.5	12	2	.14%	11′58″ = 718″	257	
23°.5	12	0	0%	11′40″ = 700″	251	

Die Zahlen der fünften Reihe schwanken um einen mittleren Wert, der ungefähr bei 260 liegt. Die vergleichbarsten Zahlen erhält man aber, wenn man für die verschiedenen Winkel Beobachtungen aussucht, die bei gleichen Temperaturen gemacht wurden und einen gleichen Prozentsatz von gekrümmten Pflänzchen ergaben. Man bekommt dann die nachfolgende Tabelle.

Übersichtstabelle XI. Coleoptile von *Avena sativa*.

Ablenkungswinkel.	Temp.	Prozentsatz.	Produkt.	Gefundene Präs. Z.	Berechnete Präs. Z.
90°	24°	50%	**269** mg. sec.	269″	—
60°	24°	57%	**282** „	326″	308″
120°	23°	56%	**288** „	332″	308″
45°	24°	46%	**259** „	366″	380″
135°	23°	54%	**240** „	340″	380″
40°	24°	50%	**284** „	441″	418″
30°	24°	54%	**270** „	540″	538″
150°	23°	53%	**269** „	538″	538″
25°	24°	55%	**256** „	607″	636″
20°	24°	55%	**251** „	735″	789″
159°	23°.5	46%	**262** „	730″	750″

Wenn man in Betracht zieht, dass die Temperatur noch immer nicht ganz gleich ist und dass auch die Anzahl

der gekrümmten Pflanzen noch etwas schwankt, so genügen die Zahlen der vierten Reihe vollständig um den Satz aufzustellen: *Um eine Krümmung zu bewirken, ist bei jeder Grösse des Reizes das Produkt von Reizdauer und Reizintensität konstant.* Nimmt man nun das Produkt für 50 % gekrümmte Pflanzen bei 24° in einem Ablenkungswinkel von 90° als Normalprodukt an, so kann man aus diesem die Präsentationszeiten für andere Ablenkungswinkel nach der Formel mgsin. Ablenkungswinkel × Präsentationszeit = 269 mgsek., berechnen. Reihe 6 der Tabelle XI enthält diese berechneten Präsentationszeiten. Die Vergleichung mit Reihe 5, wo die beobachteten Präsentationszeiten stehen, zeigt, dass die Unterschiede nur ungefähr 5 % betragen. Auf Tafel I ist dies graphisch dargestellt worden; die punktierte Linie zeigt den Verlauf der berechneten, die ausgezogene Linie denjenigen der beobachteten Präsentationszeiten.

Ausser für diese Winkel bestimmte ich auch die Präsentationszeit für die Ablenkungswinkel 15°, 165°, 10°, 171°, 174° en 5°.

Bevor ich die Tabellen mit den Resultaten dieser Versuche angebe, muss ich über die Methode Nachfolgendes bemerken:

Die Krümmungsintensität ist bei diesen kleinen Ablenkungswinkeln unerheblich; um über eine Krümmung urteilen zu können, war es stets notwendig Kontrollversuche anzustellen, bei denen die Pflanzen während der latenten Periode auf dem Klinostaten rotierten. Aber auch dann blieben die Krümmungen bei den Ablenkungswinkeln 171° und 174° schwach und ungewiss, sodass ich den Resultaten dieser Versuche nur geringen Wert beimesse. Für diese Versuche wurden die Pflanzen in ringförmigen Zinkbehältern kultiviert. Für die Winkel 15°, 10° und 5° wurden diese Behälter auf dem Brett befestigt, die Pflanzen

gereizt und nach Ablauf der Reizzeit auf den Klinostaten gebracht. Diese Übertragung erforderte eine gewisse Zeit, die auf dem Stundenzähler abgelesen wurde. Für einen derartigen Fall hatte ich z. B. die nachfolgende Notierung:

Reizdauer in der Stellung 15° auf dem Brett 16′; dann Übertragung auf den Klinostaten 20″. In dieser Übertragungszeit werden die Pflanzen, da man sie während des Anschraubens nicht vertikal halten kann, gereizt, wofür eine Korrektur eingeführt werden muss. Ich sorgte dafür, die Pflanzen so horizontal wie nur möglich zu halten und zwar so, dass der nun empfundene Reiz mit dem soeben in der schiefen Stellung empfundenen Reiz gleichsinnig oder widersinnig wirkte. Im ersteren Falle musste dann die Übertragungszeit × mg. der Wirkung addiert, im zweiten Fall von ihr substrahiert werden. Wiewohl Versuche von Fitting[1]) und Czapek[2]) schon gezeigt haben, dass die Addierung von Schwerkraftreizen möglich ist, habe ich, um ganz sicher zu gehen, dies noch einmal versucht. Nehmen wir an, dass das Produktgesetz auch für 15° Geltung hat, dann muss die Präsentationszeit, nach der früheren Formel berechnet, betragen:

$$\text{Präsentationszeit} = \frac{269 \text{ mgsek.}}{\text{mgsin. } 15^\circ} = \frac{269''}{0.2588} = 17'.9''.$$

Eine Reizung von 12′ in der Stellung 15° gibt weder theoretisch noch praktisch eine Krümmung. Wenn ich aber in der Stellung 15° nur 10′ und dann, gleichsinnig in der Stellung 90° noch 80″ reize, bekomme ich wohl eine Krümmung. In der Tat ist also Summierung der beiden Reize möglich. Auch eine Reizung von 8′ bei 15° und nach dieser eine Reizung von 110″ bei 90° ergibt eine

1) H. Fitting. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905.

2) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIII, 1906.

Krümmung. Auch hier findet also Summierung statt. Aus der Tabelle ergibt sich, dass ich nie eine so lange Zeit zur Übertragung brauchte, sodass das Anbringen der Korrectur hier a fortiori erlaubt ist.

Bei den Versuchen bei 165°, 171° und 174° brachte ich die Pflänzchen in der Ruhelage gleich an den intermittierenden Klinostaten an und liess dann mittels der Stellscheiben den Behälter bis in den verlangten Ablenkungswinkel drehen. Nach Ablauf der Reizdauer liess ich dann den Klinostaten ohne Intermittierung drehen. Bei allen diesen Versuchen kommt aber noch ein Faktor hinzu, der genaue Resultate ausschliesst und dieser ist die schnelle Änderung der Perzeption bei ganz geringer Änderung dieser Winkel. Das Sinusgefälle bei diesen Winkeln ist ja sehr stark, so dass es äusserst wichtig ist, dass die Pflanzen wirklich genau in dem abgelesenen Ablenkungswinkel gereizt werden. Nun ist es durch Vorsichtigkeit und Mühe schon möglich, diesen Winkel genau einzustellen, aber auch dann bleibt noch die Chance, dass die Pflanzen nicht ganz senkrecht gewachsen sind. Schon eine Ablenkung von $^1/_2$°, gibt eine grosse Änderung in den Resultaten. Deshalb darf man von den Zahlen über diese Winkel nicht sehr viel erwarten. Nachstehend folgen hier die Tabellen für diese Winkel und eine Übersichtstabelle.

Tabelle XII. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel von der Vertikale *a*. 15° und *b* 165°. Perzeption proportional mg. sin. 15° = 0.2588 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Prodnkt in mgsek.	Reaktionszeit.
a 24°.5	12	12	100%	15′6″ + = 906″	**234**	ungefähr
24°	12	11	92%	16′ + (in 90°) 20″ = 960″ + 20″	**269**	39 min.
23°	12	11	92%	8′ + (in 90°) 110″ = 480″ + 110″	**234**	
24°.5	13	11	85%	17′16″ = 1036″	**268**	
24°	12	10	83%	15′ + (in 90°) 8″ = 900″ + 8″	**241**	
23°	10	7	70%	10′ + (in 90°) 80″ = 600″ + 80″	**235**	
24°.5	12	8	67%	13′55″ + (in 90°) 15″ = 835″ + 15″	**231**	
24°	18	11	61%	14′″ + (in 90°) 8″ = 840″ + 8″	**225**	
24°.5	12	7	58%	13′ = 780″	**202**	
24°.5	9	4	44%	13′55″ — (in 90°) 15″ = 835″ − 15″	**201**	
24°	14	4	36%	13′24″ = 804″	**208**	
23°.5	12	0	0%	12′50″ = 770″	**199**	
b 22°.5	12	12	100%	18′5″ = 1085″	**281**	ungefähr
22°	11	9	82%	15′5″ = 905″	**234**	25 min.
22°	12	9	75%	14′31″ = 871″	**225**	
22°.5	12	5	42%	13′48″ = 828″	**214**	
22°	12	0	0%	13′ = 780″	**202**	

Tabelle XIII. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel von der Vertikalen 10°. Perzeption proportional sin. 10° = 0.1736 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsek.	Reaktionszeit.
22°.5	11	10	96%	23′ = 1380″	**240**	Ungefähr
22°.5	11	10	91%	23′1″ = 1381″	**240**	45 min.
24°	11	10	91%	21′34″ = 1294″	**225**	
23°	17	14	82%	23′4″ + (in 90°) 25″ = 1384″ + 25″	**265**	
23°.5	16	13	81%	22′3″ + (in 90°) 19″ = 1323″ + 19″	**249**	
22°.5	10	8	80%	22′35″ = 1355″	**235**	
24°	12	8	67%	22′3″ — (in 90°) 15″ = 1323″ — 15″	**215**	
22°.5	10	5	50%	21′6″ = 1266″	**220**	
24°	13	6	46%	21′40″ + (in 90°) 20″ = 1300″ + 20″	**246**	
23°	13	3	23%	21′45″ — (in 90°) 23″ = 1305″ — 23″	**204**	
23°.5	17	3	18%	21′ + (in 90°) 12″ = 1260″ + 12″	**231**	

Tabelle XIV. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel von der Vertikalen 171°. Perzeption proportional mg. sin. 9° = 0.1564 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsek.	Reaktionszeit.
22°	15	15	100%	26′7″ = 1567″	**245**	Ungefähr
22°	13	11	85%	25′29″ = 1529″	**239**	37 min.
22°.5	13	10	77%	25′10″ = 1510″	**236**	
22°	12	8	67%	24′58″ = 1498″	**234**	
22°	12	0	0%	23′35″ = 1415″	**221**	

TABELLE XV. Coleoptile van *Avena sativa*. Ablenkungswinkel von der Vertikale 174_0. Perzeption proportional mg. sin. $6^0 = 0.1045$ mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsek.	Reaktions-zeit.
22°.5	12	12	100%	39′ = 2340″	**245**	ungefähr
22°.5	12	10	83%	38′10″ = 2290″	**239**	45 Min.
22°	14	8	56%	37′13″ = 2233″	**233**	
22°.5	17	4	23%	36′50″ = 2210″	**231**	
22°.5	12	0	0%	36′ = 2160″	**226**	

TABELLE XVI. Coleoptile von *Avena sativa*. Ablenkungswinkel von der Vertikale 5_0 Perzeption proportional mg. sin. 5_0. = 0.0872 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsek.	Reaktions-zeit.
22°	18	17	95%	45′ + (in 90°) 16″ = 2700″ + 16″	**251**	ungefähr
22°.5	14	12	86%	43′ + (in 90°) 14″ = 2580″ + 14″	**239**	50 Min.
22°	18	15	83%	43′ + (in 90°) 21″ = 2580″ + 21″	**246**	
22°.5	22	15	68%	43′ = 2580″	**225**	
24°	19	12	63%	40′ + (in 90°) 20″ = 2400″ + 20″	**229**	
22°	18	10	56%	42′ + (in 90°) 15″ = 2520″ + 15″	**235**	
22°.5	15	8	53%	39′30″ + (in 90°) 25″ = 2370″ + 25″	**232**	
22°	22	8	36%	40′ + (in 90°) 19″ = 2400″ + 19″	**228**	
22°	23	0	0%	38′ + (in 90°) 15″ = 2280″ + 15″	**214**	

Übersichtstabelle XVII. Coleoptile von *Avena sativa*.

Ablenkungs-winkel.	Temp.	Prozent-satz.	Produkt.	Gefundene Präs. Z.	Berechnete Präs. Z.
15°	24°	61%	**225** mgsec.	871″	1039″
165°	22°.5	42%	**214** „	828″	1039″
10°	24°	46%	**246** „	1415″	1607″
171°	22°	67%	**234** „	1498″	1660″
174°	22°	56%	**233** „	2233″	2574″
5°	22°	56%	**235** „	2629″	3096″

Wenn man in Betracht zieht, dass grosse Genauigkeit unmöglich ist, zeigen die Zahlen der vierten Reihe und die Vergleichung der Zahlen aus der fünften und sechsten Reihe, *dass das Produktgesetz auch für die kleineren Ablenkungswinkel* Geltung hat. Übrigens haben Fittings Versuche nicht bewiesen, dass seine Sinusregel auch für kleine Ablenkungswinkel genau gilt. Ich glaube aber, dass bei seinen naturgemäss ziemlich komplizierten Versuchen keine grosse Genauigkeit zu erwarten war. Da meine Ergebnisse unregelmässig schwanken und keine Veränderung in eine bestimmte Richtung aufweisen, erscheint es nicht gewünscht, als Erklärung dieser Schwankungen, anstatt Versuchsfehler eine mögliche Änderung der Perzeption anzunehmen. Die grafische Darstellung auf Tafel IV gibt ein deutliches Bild von der Übereinstimmung der idealen und der beobachteten Kurve der Präsentationszeiten.

§ 4. Versuche mit *Lepidium sativum.*

Lepidium sativum wurde nach der von Buder[1]) angegebenen Claussenschen Methode kultiviert.

In einer Petrischale wird ein Boden van 15% Gelatine angebracht und auf diesen klebt man, — mittels ihrem Gallertmantel — die Samen, die eine Nacht in Wasser geweicht worden sind. Die Petrischalen werden dann im Dunkeln vertikal aufgestellt; nach zwei Tagen sind die Wurzeln der Gelatine entlang gewachsen und versuchsfähig. In jede Schale brachte ich zwei Reihen Samen übereinander an und konnte so in jedem Versuch mit ungefähr 20 Keimlingen arbeiten. Auf dem Gelatineboden machte ich, bevor ich säte, den Abdruck eines Papierkreuzes mit zwei übereinander liegenden Armen. Dieser Abdruck war so deutlich, dass ich die Lepidiumsamen auf den beiden Kreuzarmen säen konnte und nachher die Schale vertikal stellen konnte, indem ich das Senkblei mit der Achse des Kreuzes coïnzidieren liess. Vor dem Versuch wurde die Schale mittels eines Gummibandes an den Tisch eines intermittierenden Klinostaten, senkrecht zur horizontalen Achse so angebracht dass die Keimlinge sich in dem Ruhestand befanden. Mit den Stellscheiben wurde dann das Ganze in den gewünschten Ablenkungswinkel gebracht, gereizt und dann — ohne Intermittierung — während der latenten Periode gedreht. Die Präsentationszeit betrug 30 bis 35 Minuten. Die Krümmung ist so wenig intensiv, dass die Benutzung des Klinostaten zur Notwendigkeit wird. Diese Wurzeln sind weniger empfindlich als die Coleoptile von *Avena sativa*: auch sind die individuellen Schwankungen grösser. Weiterhin sind die Wurzeln für rotes Licht empfindlich, wenn dieses stark ist und längere Zeit brennt (so Z. B. für eine Nernst-Lampe unter einer hellen Saffra-

1) J. Buder., Ber., d. d. bot. Ges., Bd. XXVI, 1908, S. 164.

nin Lösung in $^1/_2$ M. Distanz nach einer halben Stunde.) Alles dieses ist Ursache, dass diese Versuche weniger überzeugend sind als diejenigen mit Avena; auch habe ich weniger Versuche vorgenommen, weil es genügte zu zeigen, dass das gefundene Gesetz auch hier Geltung hat. Die nachfolgenden Tabellen mit den Resultaten sind ganz analog zusammengestellt wie diejenigen von Avena, zum Schlusse gebe ich auch hier eine Übersichtstabelle.

Tabelle XVIII. Wurzeln von *Lepidium sativum*. Ablenkungswinkel von der Vertikale: 90°. Perzeption proportional mg. sin. 90° = 1 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsek.
18°.7	12	12	100%	6′40″ = 400″	**400**
18°.2	9	8	89%	6′17″ = 377″	**377**
17°.2	13	11	85%	6′26″ = 386″	**386**
17°.2	13	8	62%	5′55″ = 355″	**355**
18°.7	10	6	60%	5′37″ = 337″	**337**
17°.7	10	6	60%	5′35″ = 335″	**335**
18°.7	13	0	0%	5′ = 300″	**300**

Tabelle XIX. Wurzeln von *Lepidium sativum*. Ablenkungswinkel von der Vertikale: *a*. 45° en *b*. 135°. Perzeption proportional mg. sin. 45° = 0.7071 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsek.
a					
18°.2	13	12	92%	9′25″ = 565″	**400**
18°.2	16	10	63%	9′4″ = 544″	**385**
17°.7	13	4	30%	8′47″ = 527″	**373**
17°.7	13	2	13%	8′11″ = 491″	**347**
b					
17°.2	13	13	100%	10′14″ = 614″	**434**
18°.5	14	12	93%	9′31″ = 571″	**404**
17°.2	12	9	75%	9′16″ = 556″	**393**
17°.7	11	7	64%	8′45″ = 525″	**371**
18°.5	12	5	42%	8′ = 480″	**339**
18°.5	14	0	0%	7′10″ = 430″	**304**

Tabelle XX. Wurzeln von *Lepidium sativum*. Ablenkungswinkel von der Vertikale: *a*. 30° en *b*. 150°. Perzeption proportional mg. sin. 30° = ½ mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsec.
a					
16°.7	8	8	100%	13′27″ = 807″	**403**
17°.2	10	9	90%	13′10″ = 790″	**395**
16°.7	11	8	73%	12′25″ = 745″	**372**
16°.7	15	8	55%	11′55″ = 715″	**358**
17°.2	16	4	25%	11′34″ = 694″	**347**
16°.7	17	1	16%	10′31″ = 631″	**315**
b					
14°.8	15	15	100%	13′2″ = 782″	**391**
15°.3	15	10	67%	12′21″ = 741″	**370**
15°.8	14	7	50%	11′40″ = 700″	**350**
15°.8	14	0	0%	10′5″ = 605″	**302**

Tabelle XXI. Wurzeln von *Lepidium sativum*. Ablenkungswinkel von der Vertikale: *a*. 15° und *b*. 150°. Perzeption proportional mg. sin. 15° = 0.2588 mg.

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Produkt in mgsec.
a					
17°.2	11	11	100%	25′30″ = 1530″	**396**
17°.2	10	7	70%	25′ = 1500″	**388**
16°.7	11	7	64%	24′20″ = 1460″	**378**
16°.7	14	2	14%	23′33″ = 1413″	**366**
16°.7	12	0	0%	22′40″ = 1360″	**352**
b					
15°.2	12	10	83%	25′12″ = 1512″	**391**
15°.7	15	11	73%	22′50″ = 1370″	**355**
15°.7	12	5	42%	21′16″ = 1276″	**330**
15°.7	14	1	7%	20′8″ = 1208″	**313**

Übersichtstabelle XXII. Wurzeln von *Lepidium sativum*.

Ablenkungswinkel.	Temp.	Prozentsatz.	Produkt.	Gefundene Präs. Z.	Berechnete Präs. Z.
90°	17°.2	62%	**355** mgsec.	355″	—
45°	18°.2	63%	**385** „	544″	500″
135°	17°.7	64%	**371** „	525″	500″
30°	16°.7	55%	**358** „	715″	710″
150°	15°.8	50%	**350** „	700″	710″
15°	16°.7	64%	**378** „	1460″	1371″
165°	15°.7	73%	**355** „	1370″	1371″

Die Übereinstimmung der Zahlen aus der vierten Reihe und die Analogie der Zahlen aus der fünften und sechsten Reihe zeigen, dass auch für diese Wurzeln, sollen sie noch gerade eine Krümmung aufweisen, *das Produkt von Reizdauer und Reizintensität konstant ist*. Auf Tafel IV findet man auch für diese Präsentationszeiten die faktische und die ideelle Kurve abgebildet.

KAPITEL III.

Versuche mit dem Zentrifugalapparat.

In diesem Kapitel werde ich Versuche mit *Avena* und *Lepidium* besprechen, die entscheiden sollen, ob die Präsentationszeiten den wirksamen Zentrifugalkräften umgekehrt proportional sind.

§ 5. Apparat und Methode.

Um Versuche mit Zentrifugalkraft vornehmen zu können war es notwendig einen Apparat zu haben, der verschiedenen Anforderungen genügte. Herr Professor Went hat für die Instrumentensammlung des botanischen Instituts einen Zentrifugalapparat konstruieren lassen, der Kräfte von 0,03 mg. bis 60 mg. lieferte. Der Apparat läuft ganz gleichmässig, wie aus der Registrierung (Tafel V) hervorgeht und er erlangt seine volle Geschwindigkeit und verliert dieselbe in $1^1/_2$ Sekunde. Auch dies ist aus Tafel V ersichtlich. Hauptsächlich die letzte Bedingung war für diese Versuche sehr wichtig. In der Litteratur [1]) findet man Beschreibungen von Zentrifugalapparaten mit verhältnismässig kleinen Geschwindigkeiten, aber diese Apparate sind entweder teuer oder sie leiden daran, dass sie eine halbe Minute bis

1) 1. J. Sachs, Experimentalphysiologie, 1865, S. 111.
2. F. Schwarz, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, Heft 1, 1881, S. 57.
3. J. Wiesner, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., in Wien, Math.-nat. w. Kl., Bd. LXXXIX, 1e Abt., 1884, S. 223.
4. F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895.
5. W. Detmer, Das pflanzenphysiologische Praktikum, Jena 1895, S. 389.
6. F. C. Newcombe, Bot. Gazette, Vol. XXXVIII, 1904.
7. H. Bach, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIV, 1907.

verschiedene Minuten drehen müssen, bevor sie ihre definitive Geschwindigkeit erreicht haben. Dann ist es schon ganz unmöglich um Präsentationszeiten, die nur Teile einer Minute betragen, zu bestimmen. Jost[1]) bemerkt hierzu, dass man jedenfalls schon nach einer Präsentationszeit von einzelnen Sekunden eine Reaktion bekommen können würde, wenn die Anwendung von so plötzlichen, starken und kurz andauernden Zentrifugalkräften nicht unmöglich wäre. Mit meinem Apparat habe ich es bis zu einer Präsentationszeit von 5 Sekunden gebracht. Der Apparat wurde von einem Elektromotor getrieben. Es ist wohl unmöglich, einen Elektromotor zu konstruieren, der gleich beim Ansetzen seine volle, gleichmässige Geschwindigkeit hat. Deshalb war es hier so eingerichtet, dass der Motor in Gang gesetzt wurde, eine Zeitlang drehte und dass erst dann, plötzlich, der Apparat mit den Pflänzchen eingeschaltet wurde.

Auf Tafel IV findet man eine Photographie des Apparates. Ich werde ihn hier kurz beschreiben. Tafel III giebt eine schematische Abbildung des Apparates, an der aber weder die Dimensionen richtig sind, noch alle technischen Einrichtungen vorhanden sind. Drei Hauptteile sind an ihm zu unterscheiden. Erstens die Drehscheibe, zweitens die Vorrichtung um die Bewegung des Motors plötzlich auf die Drehscheibe zu übertragen und drittens die Bremse um die Bewegung der Drehscheibe plötzlich zu hemmen. Die Drehscheibe (*d*) ist eine horizontal auf einer vertikalen Achse (*a*) stehende Aluminiumplatte mit einem Radius von 11 c.M. Die Zinkbehälter mit den Pflänzchen können auf diese Platte befestigt werden. Die Bewegungsvorrichtung besteht aus einer horizontalen Achse (*b*) an die drei vertikale Holzwellen mit ungleichem Radius (s, s′ und s″)

1) L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena, 1906, 2te Auflage.

angebracht sind. Über eine dieser Wellen und über die Motorachse ist ein Riemen ohne Ende gelegt. Sobald also der Motor in Bewegung gebracht wird, dreht sich auch die horizontale Achse und zwar mit einer Geschwindigkeit, die von der Grösse der benutzten Transmissionswellen an der horizontalen und der Motorachse und von dem Widerstand im elektrischen Strom für den Motor abhängt. Das eine Ende (*e*) dieser horizontalen Achse befindet sich kurz bei der vertikalen Achse (*a*) der Drehscheibe (*d*). Diese Achse (*a*) trägt unter der Drehscheibe, in gleicher Höhe wie die horizontale Achse (*b*) einen konischen, mit Leder bekleideten Ansatz (*g*). Die horizontale Achse trägt an ihrem Ende ein dergleiches, aber glatt poliertes Stück (*f*). Diese beiden bilden die Bewegungsüberträger. Es ist nämlich möglich, die horizontale Achse (*b*) vorwärts zu bewegen, sodass die beiden konischen Stücke (*g* und *f*) aufeinander drücken. Das drehende, glatte Stück *f*, nimmt dabei das Stück *g*, dank sei dessen rauher Oberfläche mit; die Vertikalachse (*a*) und damit auch die Drehscheibe bewegen sich. Die Verschiebung der horizontalen Achse erfolgt mittels einer Spiralfeder (*k*). Diese ist mit ihrem einen Ende an das Ende der horizontalen Achse (*b*) befestigt, mit ihrem anderen Ende an ein unbewegliches Stäbchen, sodass sie sich nur in die Richtung der horizontalen Achse ausdehnen kann. Eine kleine Vorrichting (*h*, *z* und *r*) ermöglicht es, die horizontale Achse (*b*) rückwärts zu ziehen und fest zu setzen; in diesem Zustande ist also die Feder (*k*) stark angespannt. Die konischen Stücke *g* und *f* berühren sich dann nicht; der Motor bewegt nur die horizontale Achse. Macht man nun aber die horizontale Achse frei (bei *r*) — dies kann mit einer einzigen Fingerbewegung geschehen — dann dehnt sich die Spiralfeder (*k*) soviel wie nur möglich aus, drükt dabei die Achse (*b*) nach vorne und presst die konischen Stücke *g*

und *f* aufeinander, sodass die Bewegung plötzlich auf die Vertikalachse übertragen wird. Um das Feststellen und das Freimachen der horizontalen Achse zu ermöglichen trägt dieselbe an der Oberseite eine horizontale Verlängerung (*h*), die rückwärts in einen vertikalen Stift (*r*) endet. Beim Rückwärtsziehen der Achse (*b*) befestigt sich dieser Stift hinter der distalen Umhüllung der Feder (*k*). Die Verlängerung der Horizontalachse ist aber nicht unbeweglich mit dieser verbunden; mittels eines vertikalen Griffes (*z*) kann das Verlängerungsstück etwas gehoben werden, dabei wird der Stift (*r*) frei und die Feder drückt die Achse nach vorn. Um die Bewegung der Drehscheibe zu bremsen, muss die horizontale Achse wieder rückwärts gezogen werden; dabei muss das Verlängerungsstück dieser Achse (*h*) etwas abwärts gedruckt werden, sodass der Stift (*r*) sich wieder festsetzt. Zugleich aber muss die Drehscheibe in ihrer eigenen Bewegung plötzlich gehemmt werden. Zu diesem Zweck ist eine rundgebogene Latte (*n*) — die als Bremse auf das konische Stück (*g*) der Vertikalachse wirken muss — an ein rechteckiges Rähmchen (*m*) befestigt. Dieser Rahmen umgibt die Vertikalachse und findet Anschluss an der Horizontalachse. Wird also letztere rückwärts gezogen, dann wird die Bremse gegen das konische Stück (*g*) von seiner Bremse befreit. Tafel VI zeigt in Horizontalprojektion das rechteckige Rähmchen, die Vertikalachse (*a*) und die Bremse (*n*). Auch die Verbindung des Rahmens mit der Horizontalachse ist angegeben worden. An der anderen Seite ist das Rähmchen (*m*) mit einem elastischen Stück (*n*) verbunden, das an zwei festen Stäben (p′ unp p″) befestigt ist. Dadurch werden Rähmchen und Bremse stets in ihrer richtigen Stellung gehalten. — Der ganze Apparat ist leicht gebaut. Ein schwererer Apparat wäre vielleicht dauerhafter und könnte grössere Belastung aushalten, aber dann wäre das Bremsen innerhalb 2 Sekunden nicht oder

nur durch teure und komplizierte Vorrichtungen möglich. Deshalb wählte ich diese Konstruktion. Der Apparat ist in der Instrumentenfabrik des Herrn D. B. Kagenaar Sr. van Wijckskade, Utrecht, konstruiert worden. Der Preis ist nicht mit Genauigkeit anzugeben, da er von der Solidität und der erwünschten Abarbeiting abhängig ist. Wollte man Z.B. den Apparat stundenlang laufen lassen so wäre es anzuraten, die Achsen in Ölkasten drehen zu lassen. Da für meine Versuche die Drehungszeit meistens kurz war, konnte ich mich mit einer zeitweisen Ölung durchhelfen. So gibt es verschiedene Teile des Apparaten, die nach Wunsch billiger oder teurer sein können als an dem oben beschriebenen. Im Durchschnitt kann man aber auf einen Preis van 120 Gulden rechnen.

Hauptsächlich dürfen die Pflanzenbehälter nicht zu schwer sein. Deshalb benutzte ich ringförmige Zinkbehälter, $1^1/_2$ cm. breit, wodurch das Gewicht des Kulturbodens auf ein Minimum beschränkt wurde. Um das mechanische Fortschleudern der Erde zu vermeiden, bedeckte ich nach dem Säen die Behälter mit Hydrophil-Gas. Die emporwachsenden Coleoptile durchwachsen ungehindert das lose Gewebe und nur bei sehr grossen Kräften war diese Bedeckung ungenügend; in jenen-Fällen übergoss ich vor dem Versuch die Erde mit Gipsbrei. Die Kraft wird — in Dynen — angegeben durch die Formel $\frac{4\pi^2 r}{9{,}81\, t^2}$ mg. Hierin ist r die Entfernung zwischen dem Zentrum und den Pflänzchen in Meter, t die Rotationsperiode des Apparates in Sekunden. Die Rotationsperiode hängt nicht nur von der Geschwindigkeit des Motors und von der Stellung der Transmittatoren, sondern auch von der Belastung ab. Es zeigte sich, dass zwei Pflanzenbehälter von gleicher Grösse durch eine geringe Differenz in Feuchtigkeit und Masse der Kulturerde stets etwas verschiedene Geschwindigkeiten des Apparates ver-

ursachten. Deshalb bestimmte ich bei jedem einzelnen Versuch die Geschwindigkeit, indem die totale Anzahl der Umdrehungen bestimmt, und diese durch die Zeit der Drehung dividiert wurde. So fand ich für jeden Versuch gesondert die richtige t. Die Anzahl der Drehungen wurde auf einem Tourenzähler, (einer Schraube mit Zeiger und Zählplatte) angegeben. Sei die totale Umdrehungszahl $= p$, die Reizdauer $= T$, dann ist also $t = \frac{T}{p}$. Die Formel der wirksamen Kraft wird dann

$$\frac{4\pi^2 r}{9.81\, t^2}\, mg. = \frac{4\pi^2 r\, mg.}{9.81 \left(\frac{T}{p}\right)^2} = \frac{4\pi^2}{9.81} \times r\, mg. \times \frac{p^2}{T^2} = 4.024 \times r\, mg. \times \frac{p^2}{T^2}.$$

In einem bestimmten Fall fand ich z. B. $r = 9.5$ c.M., $p = 292$; $T = 60''$; dann ist die Kraft $4.024 \times 0.095 \times \frac{292^2}{60^2} = 9$ mg.

Ein leider nicht zu vermeidender Fehler ist die einigermassen ungenaue Radiuslänge, denn diese ist ja von dem Emporwachsen der Pflänzchen abhängig. Es ist nun mit einiger Vorsicht zwar möglich, die Keimlinge so in die Behälter zu stellen, dass die Spitzen der Koleoptile in einem Kreis um den Mittelpunkt liegen, aber auch dann finden bei dem Aufwachsen und vielleicht auch bei dem Begiessen kleine Verschiebungen statt, sodass die Pflänzchen später doch nicht mehr genau in einem Kreise stehen. Oft habe ich bei den Pflänzchen die Entfernungen bis zum Zentrum gemessen und fand im allgemeinen Ausweichungen von 1 bis 2 m.M. nach beiden Seiten. Pflänzchen, die noch mehr zur Seite standen, fielen gleich auf und wurden entfernt. Je grösser der Radius ist, desto unwichtiger werden diese Differenzen von 2—4 m.M., da aber der Apparat vor allem leicht sein musste, hatten die grössten Behälter nur einen Radius von 10 c.M. Ferner benutzte ich noch welche mit Radii von 8 und 6.5 c.M.

Durch diesen Fehler bekommt das Produkt eine Ungenauigkeit von ungefähr 3 %. Nicht grösser sind die Schwankungen in Folge von Temperaturdifferenzen. Es ist deshalb bei diesen Experimenten unmöglich, so gleichmässige Ergebnisse zu erhalten wie bei der Aufstellung in einem Winkel. Darum wäre es auch sinnlos, hier eine Übersichtstabelle von ungefähr gleicher Temperatur und gleichem Prozentsatz von gekrümmten Pflanzen aufzustellen, denn man weiss ja doch nicht, ob die Unterschiede der Temperatur oder den Radiusschwankungen zugeschrieben werden müssen und ferner ob die Temperatur- und Radiusschwankungen in ihrer Wirkung sich gegenseitig verstärkt oder geschwächt haben.

Diesen Beschwerden gegenüber steht aber ein Vorteil, dass man nämlich die Grösse der Kraft stark ändern kann, sodass die Anzahl der Beobachtungen recht gross sein kann. Der Apparat kann mit horizontal gestellter Drehscheibe, aber auch, wie aus Tafel IV hervorgeht, mit vertikaler Drehscheibe benutzt werden, indem man denselben einfach umlegt. In ersterer Stellung war der Apparat am handlichsten, ich habe aber auch Versuche gemacht mit Drehung um eine horizontale Achse. Auf die Wichtigkeit der Ergebnisse kommen wir später zurück. Ich habe keine Massregel genommen um die Koleoptile gegen den Luftstrom, dem sie in Folge der Drehung ausgesetzt sind, zu beschützen. Aus den Versuchen von Polowzow [1]), und von Sammet [2]) geht hervor, dass ein Luftstrom von normaler Feuchtigkeit und Zusammenstellung keinen Reiz ausübt. Die Krümmungen, welche Tondera [3]) der Reizung durch einen Luftstrom zuschreibt,

1) W. Polowzow, l. c., S. 93.
2) R. Sammet, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, S. 633, 1905.
3) M. F. Tondera, Bull. international de l'Acad. des Sciences de Cracovie. Cl. d. Sc. math. et nat. no. 9, 1905.

haben gewiss andere Ursachen. Seine Versuchsart ist sehr anfechtbar, da er ja während der Experimenten Petroleum- und Spiritusflammen benutzte, die sowohl durch Lichtreizung wie durch Verunreinigung der Atmosphäre wirken, sodass es unmöglich ist, den auftretenden Krümmungen einen besonderen Wert zuzuschreiben. Beim Zentrifugieren mit Kräften über ± 6 mg. sah ich in den ersten zwanzig Minuten eine Auswärts-Biegung der Koleoptile. Es war eine Erscheinung, die sich nicht auf die Spitze des Koleoptils beschränkte und nicht mit einer Wachstums-Krümmung übereinstimmte: das ganze Koleoptil stellte sich etwas schief. Nach zwanzig Minuten nahm die Biegung nicht mehr zu: die Pflänzchen beharrten in ihrer schiefen Stellung bis die zentripetale Krümmung einsetzte (nach ungefähr 45 Minuten). Diese Ausbiegung ist eine rein physikalische Reaktion auf die Zentrifugalkraft. Nach einiger Zeit stellt sich ein Gleichgewicht zwischen der Kraft und der Elastizität des Pflänzchens ein und die Biegung schreitet nicht mehr fort. Dieses ist also eine ganz andere Reaktion als die physiologische, die progessiv ist. Beim fortgesetzten Zentrifugieren nimmt die zentripetale Krümmung stets zu: eine weniger intensive Einwärts-Krümmung entsteht auf die Dauer durch die Wirkung der Schwerkraft auf die umgebogenen Koleoptile. In mancher Arbeit über Schwerkraft und Zentrifugalkraft, seit Knight's Mitteilung, findet man die Bemerkung: „Die Krümmung nimmt zu, je länger die Kraft einwirkt; die Nachkrümmung ist desto kräftiger, je länger die Kraft gewirkt hat." Diese Erscheinung ist die richtige physiologische Reaktion. Das mechanische Ausbiegen der Pflänzchen kann für die Versuche beschwerlich werden. Natürlich wirkt beim Zentrifugieren um eine vertikale Achse auf die etwas schiefstehenden Keimlinge die Schwerkraft ein und die Reaktion auf diese kann mit derjenigen auf die Zentrifu-

galkraft zusammen wirken. Da aber bei meinen Versuchen mit Kräften über 1 mg. die Reizdauer sehr kurz, weniger als 5 Minuten war und in dieser Zeit die schiefe Stellung noch nicht eingetreten war, so brauchte ich dieser Komplikation keine Rechnung zu tragen. Bei der Bestimmung der Reaktionszeit bei Weiterreizung bis zum Auftreten der Krümmung mag ein geringer Einfluss da gewesen sein; da aber die individuellen Unterschiede bei dieser Reaktion schon recht gross sind und dadurch die Reaktionszeit nie ganz genau angegeben werden kann, wirkt auch bei dieser Bestimmung der Einfluss nicht störend. Dies geht auch daraus hervor, dass ungefähr dieselbe Reaktionszeit gefunden wurde wenn die Pflänzchen gereizt wurden durch Drehung um eine vertikale oder um eine horizontale Achse, in welchem letzterem Falle die Schwerkraft allseitig auf das Koleoptil wirkt und also kompensiert wird. Auch wenn die Reaktionszeit mit einer Reizung nur während der Präsentationszeit bestimmt wurde, fand ich die gleichen Werte. Im Allgemeinen bestehen zwischen den Bestimmungen mittels dieser drei Methoden keine grösseren Differenzen als zwischen den Bestimmungen nach einer einzigen Methode.

Beim Zentrifugieren mit Kräften > 1 m.g. war die Benutzung der Klinostaten nicht notwendig; ich liess während der latenten Periode den Kulturbehälter auf der Zentrifuge. In denjenigen Fällen wo ich um eine horizontale Achse zentrifugiert hatte, wurde nach Ablauf der Reizzeit der Apparat wieder in die normale Stellung gebracht. Nur bei den kleineren Kräften war es dann und wann notwendig den Klinostaten zu benutzen um über die Intensität der Krümmung urteilen zu können.

§ 6. Versuche mit *Avena sativa.*

Die Ergebnisse dieser Versuche habe ich zu drei Gruppen vereinigt: die erste Tabelle enthält die Versuche, bei denen der Prozentsatz der gekrümmten Pflänzchen niedrig ist, die mittlere Tabelle enthält solche, wo dieser Prosentsatz sehr hoch ist. Diejenigen Zahlen, die am Besten untereinander verglichen werden können, sind in der dritten Tabelle vereinigt worden. Die Temperatur schwankte von 16°—20° C. Ebenso wie in den vorigen Tabellen enthält die erste Reihe die Temperatur während der Versuche, die zweite die Anzahl der gereizten, die dritte diejenige der gekrümmten Pflänzchen. In der vierten Reihe ist die Anzahl der gekrümmten Pflänzchen in Prozenten der gereizten Pflänzchen angegeben, die sechste Reihe gibt die wirksame Kraft, die siebente enthält das Produkt von Zeit und Kraft.

Tabelle XXIII. Koleoptile von *Avena sativa.*

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizzeit.	Kraft.	Produkt in mgsec.	Stellung der Achse.
18°	12	0	0%	1′45″ = 105″	2.58 mg.	**271**	vertikal
20°	14	2	14%	1′30″ = 90″	3.1 „	**279**	„
20°	15	3	20%	1′ = 60″	4.84 „	**290**	„
17°	24	4	16%	12″ = 12″	23.89 „	**287**	„

TABELLE XXIV. Coleoptile von *Avena sativa.*

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Kraft.	Produkt in mgsec.	Stellung der Achse.
17°	12	11	92%	130′ = 7800″	0.04 mg.	**312**	vertikal.
19°	10	10	100%	2′40″ = 160″	2.24 „	**358**	„
19°	10	8	80%	2′30″ = 150″	2.244 „	**337**	„
18°	20	20	100%	2′ = 120″	2.88 „	**346**	„
17°	15	12	80%	1′50″ = 110″	2.907 „	**320**	„
20°	13	12	93%	1′50″ = 110″	3.— „	**330**	„
17°	16	14	88%	1′40″ = 100″	3.15 „	**315**	„
19°	10	10	100%	1′30″ = 90″	3.82 „	**334**	„
16°.5	20	19	95%	17″ = 17″	21.66 „	**368**	„
16°	32	30	94%	8″ = 8″	40.9 „	**327**	„
17°	20	18	90%	7″ = 7″	46.08 „	**322**	„

TABELLE XXV. Coleoptile von *Avena sativa.*

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Kraft.	Produkt in mgsec.	Stellung der Achse.
16°	16	6	38%	65′ = 3900″	0.08 mg.	**312**	horizontal.
16°	19	7	37%	65′ = 3900″	0.08 „	**312**	vertikal.
16°	16	7	44%	37′10″ = 2230″	0.14 „	**312**	horizontal.
16°	18	10	61%	21′40″ = 1300″	0.25 „	**325**	„
16°	16	8	50%	13′50″ = 830″	0.364 „	**302**	vertikal.
16°	26	15	58%	13′25″ = 805″	0.38 „	**306**	horizontal.
16°	16	10	62%	8′30″ = 510″	0.598 „	**305**	vertikal.
16°	27	13	48%	7′21″ = 441″	0.67 „	**296**	horizontal.
16°	25	12	48%	6′55″ = 415″	0.76 „	**315**	„

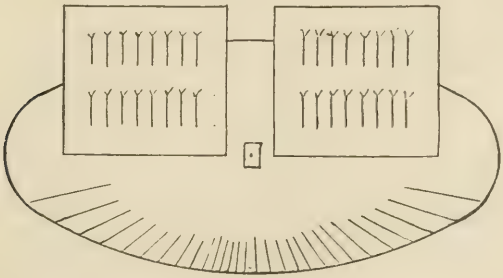
(*Folge der Tabelle XXV.*)

Temp.	Anzahl der benutzten Pflänzchen.	Anzahl der gekrümmten Pflänzchen.	% der gekrümmten Pflänzchen.	Reizdauer.	Kraft.	Produkt in mgsek.	Stellung der Achse
16°	18	14	78%	5′10″ = 310″	1.04 mg.	**322**	vertikal.
17°	21	13	62%	4′8″ = 248″	1.254 „	**311**	„
19°	10	4	40%	2′20″ = 140″	2.08 „	**292**	„
19°	13	5	39%	2′25″ = 145″	2.136 „	**309**	„
19°	10	5	50%	2′5″ = 125″	2.24 „	**280**	„
19°	12	6	50%	2′15″ = 135″	2.304 „	**311**	horizontal.
17°	22	16	73%	1′50″ = 110″	2.888 „	**318**	vertikal.
19°.5	9	4	44%	1′40″ = 100″	3.— „	**300**	„
17°	14	6	43%	1′35″ = 95″	3.04 „	**289**	„
19°	13	7	54%	1′20″ = 80″	3.71 „	**297**	horizontal.
17°	16	12	75%	1′15″ = 75″	3.93 „	**295**	vertikal.
18°.5	16	7	44%	1′10″ = 70″	4.1 „	**287**	„
17°	25	19	76%	1′12″ = 72″	4.42 „	**318**	„
17°.5	11	3	27%	1′10″ = 70″	4.43 „	**310**	horizontal.
19°	11	6	55%	1′5″ = 65″	4.68 „	**304**	vertikal.
18°	14	3	22%	55″ = 55″	5.355 „	**295**	„
17°	20	13	65%	53″ = 53″	5.76 „	**305**	horizontal.
19°	20	14	70%	45″ = 45″	6.48 „	**292**	vertikal.
17°	18	13	72%	31″ = 31″	10.08 „	**312**	„
17°	14	9	64%	26″ = 26″	11.7 „	**304**	„
17°	15	10	67%	22″ = 22″	13.888 „	**306**	horizontal.
17°	26	16	61%	18″ = 18″	17.28 „	**311**	vertikal.
16°.5	20	10	50%	13″ = 13″	23.86 „	**310**	„
17°	17	4	24%	7″ = 7″	41.76 „	**292**	„
16°	25	17	68%	5″ = 5″	58.43 „	**292**	„

Aus den Zahlen dieser drei Tabellen geht überzeugend hervor: Bei Zentrifugalkräften muss, um noch gerade eine Krümmung zu verursachen, das Produkt von Reizintensität und Reizdauer konstant sein. Die Kräfte wurden von 0.08 mg. bis 58.43 mg. geändert, das ist in einem Verhältniss von 1 : 730. Dabei schwankte die Grösse des Produktes unregelmässig um einen Mittelwert und zeigte keine Abänderung in eine bestimmte Richting.

§ 7. Versuche mit *Lepidium sativum.*

Mit den Wurzeln von *Lepidium sativum* stellte ich einige Versuche an um zu entscheiden ob auch für diese das Gesetz Gültigkeit hat. Sie wurden nach Buders Methode in viereckigen flachen gläsern Behältern kultivirt (10 × 10 × 1 c.M.). Diese waren für die Versuche eigens hergestellt und konnten in vertikaler Stellung auf die Zentrifuge angebracht werden. Sie wurden also um eine Vertikalachse gedreht. Figur II. In der Schale befanden sich zwei Reihen Pflänzchen. Die Pflänzchen wuchsen also in wechselnder Entfernung vom Zentrum und wurden deshalb auch durch verschieden grosse Kräfte gereizt. Mit einer bestimmten Reizdauer findet man nach der latenten Periode, von innen nach aussen zuerst einige ungekrümmte



Figur II.

und dann gekrümmte Keimlinge. Für das erste gekrümmte Pflänzchen war die Reizdauer dann ungefähr der Präsentationszeit gleich. In einem bestimmten Fall fand ich z. B.

Distanzen der Keimlinge bis zum Zentrum der Drehebene:
1e Schachtel oben $r =$ (2.5 cM.), (3.2 cM.), 4.2 c.M., 5.1 cM., 6.1 cM.
1e Schachtel unten $r =$ (2.1 cM.), (3.2 cM.), 4 cM., 5.2 cM., 6 cM., 7.3 cM.
2e Schachtel oben $r =$ (2.4 cM.), 3.6 cM., 6 cM., 7.4 cM.
2e Schachtel unten $r =$ (3.1 cM.), 4.3 cM., 6 cM., 8 cM.

Die Pflänzchen in den Distanzen, zwischen Haken blieben ungekrümmt.

Der kleinste Radius bei welchem Krümmung statt fand, war = 3.6 c.M.

Sodass die Kraft war $= 4.024 \times 0.036 \times \frac{560^2}{120^2} = 3.15$ mg.

Die Werte dieses Versuches sind also:

Kraft: 3.15 mg., Präsentationszeit 2′.

In dieser Weise erhielt ich die nachfolgenden Resultate:

Tabelle XXVI. Wurzeln von *Lepidium sativum.*

Temp.	Reizdauer.	Kraft.	Produkt in mgsek.
16°	21′ = 1260″	0.284 mg.	**358**
17°	13′ = 780″	0.44 „	**343**
16°	9′20″ = 560″	0.67 „	**375**
18°	5′15″ = 315″	1.14 „	**359**
17°	2′ = 120″	3.15 „	**378**
16°	1′ = 60″	6.20 „	**372**
17°	30″ = 30″	12.8 „	**384**

Diese wenigen Zahlen genügen schon um zu zeigen, dass das Gesetz Geltung hat. Ich habe die Versuche nicht fortgesetzt, da die Methode nicht gut genug ist um genaue Zahlen mit grosser Beweiskraft zu liefern.

Kräfte über 12.8 mg. konnte ich nicht benutzen, weil dann die Pflänzchen mechanisch von der Gelatine weggeschleudert wurden. Für Wurzeluntersuchungen in diesem Gebiet ist die Bachsche Methode vielleicht brauchbarer.

Aus allem diesem geht das Hauptresultat hervor:

Um eine geotropische Krümmung zu verursachen muss die Präsentationzeit der benutzten Kraft (Komponente der Schwerkraft oder Zentrifugalkraft) stets umgekehrt proportional sein, oder: Das Produkt von Dauer und Intensität des Reizes muss konstant sein.

KAPITEL IV.

Die Resultate der Versuche aus den vorigen Kapiteln.

---

§ 8. Die Untersuchungen von Czapek, Fitting, Bach und Maillefer.

Aus den vorigen Kapiteln geht hervor dass die Praesentationszeit für Geotropie nicht mehr als eine variabele Grösse anzusehen ist, sondern es ist deutlich dass sie, wie schon Blaauw und Fröschel für den Lichtreiz nachgewiesen haben, eine der beiden Faktoren der Reizschwelle ist. Mit dieser Tatsache muss man Rechnung halten bei den Untersuchungen über die Reaktionserscheinungen. Czapek [1]) und andere verglichen früher, zur Bestimmung der Grösse des Nachkrummungswinkels in verschiedenen Stellungen, stets „Versuche mit gleich langen Reizungen". Dieses ist jedoch falsch. Wenn man die Reaktionserscheinungen in den verschiedenen Stellungen vergleichen will, so muss man von gleich starken Reizen ausgehen. Dann erst kann man erfahren ob gleiche Einflüsse in verschiedenen Stellungen gleiche oder verschiedene Ergebnisse liefern. Man kann nicht vorher sagen wie die Lösung dieser Frage ausfallen wird, aber ich will doch bemerken, dass bei meinen Versuchen die Krummungsintensität in verschiedenen Stellungen und nach Reizung während der Präsentationszeit keineswegs gleich war und was mehr

1) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVI, 1895, S. 217.

sagt, dass sie selbst nicht gleich war in übereinstimmenden Winkeln zu beiden Seiten der Horizontalen. Ich fand bei 5°, 10° und 15° eine geringe Krümmung; dann Zunahme der Krümmung über die Stellung 90° hinaus bis zur Stellung von ungefähr 135° [1]); dann wieder eine ansteigende Verringerung, sodass Krümmungen bei 171° und 174° selbst schwer zu beurteilen waren. Bei den Zentrifugalkräften nahm die Intensität der Krümmung mit dem kleiner Werden der Kraft stets ab. Maasse besitze ich für diese Krümmungen nicht, sie waren nicht der Zweck meiner Untersuchungen. Ebensowenig habe ich Versuche angestellt über Nachkrümmungen an Wurzeln in Gipsverband. Aus diesen Mitteillungen geht aber hervor dass die alten Untersuchungen über die Reaktionskrümmungen nicht mehr zu gebrauchen sind und meine Erfahrung warnt vor der Hypothese dass gleich grosse Reize auch gleich grosse Krümmungen verursachen würden. Augenscheinlich hängen diese Krümmungen, nicht nur von Reizintensität und Reizdauer, sondern auch noch von einem oder mehreren, uns bis jetzt unbekannten Faktoren ab.

Man sieht hieraus, dass entgegengesetzt der alten Meinung welche Krümmung und Perzeption wie selbstredend einander proportional setzte, der Zusammenhang zwischen diesen beiden Teilen des Prozesses keineswegs einfach ist. Fitting [2]) hat die Versuche Czapeks wiederholt ohne seine Resultate zu erhalten. Aber von Fittings Versuche sind jetzt nur noch Tabelle 2 und zum Teil auch Tabelle 3 und 4 zu verwenden. Hier reizte er nämlich in überein-

1) Hier finde ich also Uebereinstimmung mit den Angaben von Czapek, aber weil dieses Ergebnis von Czapek und von mir nicht in gleicher Weise erhalten ist, kann über die Gleichwertigkeit unserer Funde weiter nichts ausgesagt werden.

2) H. Fitting. l. c. S. 269.

stimmenden Stellungen, für welche die Reizdauer gleich lang sein müssen; andere Kombinationen (+ 50° und 0° etc.) sind nicht brauchbar, da er in beiden Stellungen gleich lang aber nicht gleich stark reizte.

Aus Fittings Untersuchungen kann man jetzt das Produktgesetz wohl herleiten. Nehmen wir seine Sinusregel. In Worten heisst diese nichts anderes, als: Bei intermittierender Reizung ist zur Erlangung eines konstanten Effekts die Reizdauer dem Sinus des Ablenkungswinkels (Perzeption) umgekehrt proportional. Im zweiten Teil seiner Untersuchung teilt Fitting mit, dass die Präsentationszeit als die Summe einer Anzahl von intermittierenden Reizzeiten angesehen werden kann. Aus der Verbindung dieser beiden Tatsachen ergiebt sich das Produktgesetz.

Aus der Arbeit von Bach geht aber hervor dass dieses Fitting selbst nicht klar gewesen ist, und das Gleiche geht aus seiner Behandlung der Reizschwelle und des Weberschen Gesetzes hervor. Aus den Untersuchungen Fitting's kann nämlich keineswegs das Webersche Gesetz für geotropische Krümmungen hergeleitet werden. Seine Versuche sind nicht beweisend, da sie in den meisten Fällen beëndet wurden bevor eventuelle Krümmungen auftreten konnten. Zur Klarlegung werde ich einen dieser Versuche hier besprechen. Fitting benutzt den intermittierenden Klinostaten, eine Achse die in zwölf Minuten einmal runddreht und er stellt die Zeitscheiben so, dass die Reizung in der einen Stellung $\frac{1}{50}$ länger als in der anderen Stellung dauert. Also

$$x + x + \frac{1}{50}\,x = 12 \text{ Minuten.}$$

Reizdauer in der einen Stellung:

$$\frac{50}{101} \times 720'' = 5'56''.$$

Und in der anderen Stellung:

$$\frac{51}{101} \times 720'' = 6'4''.$$

Bei jeder Achsenrotation, also jede 12 Minuten wird in der bevorzugten Stellung ein Reiz perzipiert, der 8 × Sinus des Ablenkungswinkels × mgsek. grösser ist als derjenige in der anderen Stellung. Wielang muss der Versuch dauern um durch die Summirung dieser Reize eine Reaktion zu erhalten? Dieses hängt von der Grösse des Produktes ab, das ich für *Vicia Faba* auf 420 mgsek.anschlage (Präsentationszeit bei 90° ist 7'). [1])

Für die Kombination + 90° und — 90° wird dieses erhalten nach:

$$\frac{420 \text{ mgsek.}}{\sin. 90^\circ \times 8 \text{ mgsek.}} = 52 \text{ Drehungen, i. e. nach } 52 \times 12$$

i. e. nach beinah 10½ Stunden.

Für + 45° und — 45° aber erst nach:

$$\frac{420 \text{ mgsek.}}{\sin. 45^\circ \times 8 \text{ mgsek.}} = \frac{420 \text{ mgsek.}}{0.7071 \times 8 \text{ mgsek.}} = 74 \text{ Drehungen,}$$

i. e. nach 74 × 12', i. e. nach beinah 14½ Stunden.

Für + 15° und — 15° also nach 40½ Stunden.

Fitting hätte also um über die Reaktion urteilen zu können, die Versuche so lange fortsetzen müssen bis er für jede Stellung während der Präsentationszeit gereizt hatte. Dieses aber tat er nicht. Er gibt nämlich an dass er für *Vicia Faba* in der Stellung 90° als Ausnahme für Hypocotyle von bestimmter Empfindlichkeit (Maximale Empfindlichkeit, siehe Bach) ein einziges Mal eine Reaktion nach 6 Stunden erhielt. In anderen Stellungen aber findet

1) Diese Präsentationszeit ist nur das Mittel der Zahlen von Czapek, Fitting und Bach. Es ist nicht ausgeschlossen dass in diesem speziellen Fall Fittings Material empfindlicher oder unempfindlicher war.

er nach dieser Zeit keine Reaktion. Diese tritt erst auf wenn die Reizzeiten nicht um $\frac{1}{50}$ sondern um $\frac{3}{50}$ verschieden sind. Hätte er aber seine Versuche länger als 6 bis 8 Stunden dauern lassen, dann würde er wohl auch eine Krümmung erhalten haben bei einem Unterschied von $\frac{1}{50}$ in den Reizzeiten. Fitting betrachtet Empfindlichkeitsunterschiede für Zeit und für Stellung als zwei unabhängige Sachen. Wir wissen aber jetzt dass Zeit und Stellung fest mit einander verbunden sind, und dass man verschieden starke Reize (Produkte von Zeit und Perzeption als Einheiten) vergleichen muss um über das Weber-Fechnersche Gesetz etwas zu finden. Die Versuche, die Fitting mit schräg gestellter Klinostatenachse gemacht hat um in dieser Weise die Empfindlichkeitsunterschiede für Stellung zu bestimmen sind ebenso fehlerhaft. Auch da würde er, in den Fällen wo er jetzt keine Krümmung wahrnehmen konnte, eine solche erhalten haben, wenn er den Versuch länger fortgesetzt hätte. Die Wiederholung von Fittings Versuche, jetzt mit genügend langer Reizdauer wird eine zeitraubende und schwierige Arbeit sein, da während der langen Dauer dieser Versuche manche schädliche Wirkungen auftreten werden. So wird die Perzeptionsfähigkeit der Pflanzen sich in Folge des Wachstums ändern (Bach) und die kleinen Klinostatenfehler werden sich zu störenden Einflüssen summiren (van Harreveld). Ich glaube aber dass es überflüssig ist, solche Versuche anzustellen, da die zu erhaltenden Resultate die direkten Folgen des Produktgesetzes sind.

Fitting's Bemerkung dass für verschiedene Pflanzen die Unterschiedsschwelle verschieden sei, verliert jetzt auch ihre Bedeutung. Es hängt von der Grösse des Produktes (also von der Präsentationszeit für 90°) der jeweiligen

Pflanze, ferner von der Rotationsgeschwindigkeit [1]) der Achse und von der Dauer des Versuches ab, welche Resultate man erhält. Bevor eine Untersuchung über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes gemacht werden kann wird man entscheiden müssen, welke Reaktionserscheinungen bei gleicher Reizintensität auch stets in gleichem Masse auftreten, da nur bei diesen Erscheinungen eventuell das Gesetz gefunden werden könnte. Für die Nachkrümmungen ist dieses keineswegs sicher; und ebensowenig wissen wir ob die Reaktionszeit den obigen Bedingungen genügt. Die Reaktionszeit war nicht der Zweck dieser Untersuchung; jedoch man kann keine Präsentationszeiten bestimmen ohne die Reaktionszeit ungefähr zu kennen; dadurch besitze ich über dieselbe einige Zahlen, die ich hier mitteile. Im Allgemeinen fand ich wie aus Tabelle I für 90° hervorgeht, dass die Reaktionszeit für Keimlinge, die auf dem Klinostaten gedreht hatten etwas kürzer ist als für diejenigen die in der latenten Periode in der vertikalen Stellung blieben. Mann könnte vielleicht hieraus folgern dass die Pflänzchen bei dem ersten, noch unsichtbaren Krümmungsanfang schon einen Reiz empfinden, der, wie gering auch, einen störenden Einfluss auf den früher induzierten Prozess ausübt. Ferner fand ich, ebensowenig wie die Intensität der Krümmung die Reaktionszeit stets gleich nach gleichen Reizintensitäten in verschiedenen Stellungen. Ich habe diese Grössen der Reaktionszeit schon in den Produkttabellen erwähnt, doch gebe sie hier noch einmal, mit den Reaktionszeiten für die verschiedenen Zentrifugalkräften (Siehe die nachstehende Tabelle). Diese Ergebnisse stimmen nicht vollkommen überein mit den Angaben anderer Autoren. So findet man bei

1) Fitting sagt zwar, dass dieser Faktor keinen Einfluss übt, aber dieses ist natürlich wohl der Fall für die Bestimmung derjenigen Zeit nach welcher der Versuch beendet werden kann.

Tabelle XXVII. Reaktionszeiten von Coleoptile von *Avena sativa.*

Ablenkungswinkel.	Kraft.	Reaktionszeit.	Temp.
5°	0.0872 mg.	± 50′	22°—26° C.
10°	0.1736 „	± 45′	„
15°	0.2588 „	± 39′	„
90°	1.0000 „	± 36′	„
135°	0.7071 „	± 35′	„
150°	0.866 „	± 28′	„
159°	0.3584 „	± 23′	„
165°	0.2588 „	± 25′	„
171°	0.1564 „	± 37′	„
171°	0.1045 „	± 45′	„
	56.6 „	± 45′	17°—22° C.
	36.8 „	± 45′	„
	14.8 „	± 45′	„
	11.0 „	± 45′	„
	9.0 „	± 45′	„
	5.8 „	± 45′	„
	0.93 „	± 45′	„
	0.58 „	± 45′	„
	0.45 „	± 45′	„
	0.28 „	± 50′	„
	0.1 „	± 70′	„
	0.08 „	± 70′	„
	0.06 „	± 115′	„
	0.04 „	± 150′	„
	0.03 „	± 150′	„

Elfving[1]) dass die Krümmung früher auftrete jenachdem die wirksame Zentrifugalkraft grösser ist, bei Czapek[2]) dass für verschiedene Ablenkungswinkel, ausgenommen zwischen 0° und 20° und zwischen 180° und 160°, die Reaktionszeiten gleich seien. Bach[3]) hat die kleinen Winkel nicht untersucht, aber er fand bei den anderen stets gleiche Werte. Selbst fand ich bei den verschiedenen Winkeln nicht gleich grosse Reaktionszeiten; ein Minimum liegt zwischen 150° und 160°. Vielleicht ist dieser Unterschied die Folge von dem verschiedenen Material (Czapek benutzte *Vicia Faba*), vielleicht auch von Temperatureinflüssen. Die Reaktionszeiten für Zentrifugalkräfte fallen, Czapek zufolge, von 8 Stunden bei 0,0005 mg., bis 3 Viertelstunden bei 38 mg. Bach hat, ebenso wie ich, ein Reaktionszeit — Minimum bei ungefähr $^1/_2$ mg. konstatiert. Darüber hinaus nahm die Reaktionszeit nicht mehr ab. Da es sich schon wiederholt gezeigt hat, dass Czapek's Zahlen nicht ganz genau sind, was seine Ursache darin hat dass, wie er selbst mitteilt [4]), die Versuche in einem Zimmer vorgenommen wurden, wo die Reinheit der Luft nicht Richter's Forderungen entsprach, so ist es gut seinen Angaben nicht zu grossen Wert beizumessen. Wie erwähnt, fand er für *Vicia Faba* bei 0,0005 mg. einen Anfang der Krümmung nach 8 Stunden. *Vicia Faba* hat eine Präsentationszeit von ungefähr 7 Minuten, sodass dem Produktregel zufolge ungefähr 420 mgsek. angewandt werden müssen um eine Krümmung zu verursachen. Mit einer Kraft von 0,0005 mg. würde dieses erst erhalten

---

1) Elfving, Referat bei F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895.

2) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895.

3) H. Bach, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIV, 1907.

4) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIII, 1906.

sein nach $\frac{420 \text{ mgsek.,}}{0{,}0005 \text{ mg.}}$ i. e. nach 840000 Sek. oder nach 233 Stunden. Die Reaktionzeit hätte hier also wenigstens 233 Stunden sein müssen. Für die nachfolgenden Werte bei Czapek, 0,001 mg. und 0,003 mg. gilt dieselbe Bemerkung. Dem Produktgesetz zufolge fordert 0,001 mg. bei *Vicia Faba* eine Präsentationszeit von 116 Stunden, 0,003 mg. von über 39 Stunden, also a fortiori eine so lange Reaktionszeit. Ich glaube dass die Krümmungen die Czapek fand den äusseren Bedingungen zugeschrieben werden müssen; vielleicht aber auch sind sie die Folge der nicht ganz gleichmässigen Drehung, was für sich allein schon Krümmung verursachen kann (Van Harreveld). Die Anwendung des Produktgezetzes allein zeigt schon dass Bachs Zahlen mehr Vertrauen verdienen als diejenigen von Czapek. In der Literatur, z. B. in Jost's Handbuch (2te Auflage, S. 522) findet man bei der Besprechung der Reizschwelle für Schwerkraft die niedrigen Zentrifugalkräfte von Czapek angegeben mit der Bemerkung dass bei diesen noch Reaktion eintrat. Natürlich wird bei diesen Kräften schon noch eine Reaktion vorkommen können, aber nur dann wenn die Reizschwelle (das Produkt) wirklich überschritten ist. Gerade weil diesen Zahlen von Czapek grosse Bedeutung beigemessen worden ist, wollte ich hier zeigen, dass sie fehlerhaft sind.

Die Reaktionszeiten unterhalb $^1/_2$ mg. werden, Bach zufolge, verhaltnissmässig viel länger als die von mir gefundenen Reaktionszeiten. So findet Bach mit Wurzeln von *Vicia Faba* eine Reaktionszeit von 1 Stunde 55′ bei einer Kraft von 0,3 mg. i. e. 59 % länger als für 1 mg. Ich dagegen fand für Coleoptile von *Avena sativa* eine Reaktionszeit von 50′ bei einer Kraft von 0,22 mg., i. e. nur 10 % länger als für 1 mg. Ebenso fand Bach für 0,06 mg. eine Reaktionszeit die 188 % länger ist als für

1 mg.; ich für 0,06 mg. eine solche die nur 147% länger ist als für 1 mg. Diese Unterschiede sind für das Verständnis der Reaktionszeit wahrscheinlich wenig wichtig, aber sie veranlassen mich eine Erklärung zu suchen für einen wichtigeren Unterschied zwischen den Ergebnissen von Bach und von mir. Bach's Zahlen zufolge gilt nämlich das Produktgesetz nicht für sehr niedrige Zentrifugalkräfte. Aus seinen Versuchen für verschiedene Stellungen könnte dieses Gesetz eventuell noch hergeleitet werden. Ohne das Produktgesetz zu sehen bemerkte Bach[1]) doch den Mangel an Übereinstimmung und suchte hierfür eine Erklärung. Er nahm dazu an dass bei dem Zentrifugiren um eine horizontale Achse (in keinem einzigen Versuch benutzte er eine vertikale Achse) eine Veränderung in der Perzeptionsfähigkeit für die Zentrifugalkraft entstehe durch die gleichzeitig perzipirte Schwerkraft. Dieses erscheint nicht sehr annehmbar; es ist schade dass Bach diese Hypothese nur auf das Webersche Gesetz gründet ohne einen einzigen Kontrollversuch mit einer vertikalen Achse anzustellen. Um Gewissheit über Bach's Hypothese zu erlangen nahm ich meine Versuche mit einer horizontalen und einer vertikalen Achse, und aus den Ergebnissen (S. 289 und S. 290) geht hervor, dass kein Unterschied auftritt. Ich glaube, dass Bachs Ergebnisse einfach so zu erklären sind, dass er, irre geführt durch den Rückgang der Krümmungsintensität etwas länger als die Präsentationszeit reizte. Gerade seine lange Reaktionszeit ist eine Andeutung dafür dass die Krümmungen sehr undeutlich waren, sodass er sie wahrscheinlich erst erkannte nachdem sie schon während einer gewissen Zeit eingetreten waren. *Vicia Faba*sprosse sind auf jeden Fall weniger empfindlich als *Avena sativa*-Coleoptile. Daher kommt es dass ich

1) H. Bach, l. c. S. 94.

wahrscheinlich noch Krümmungen beobachten konnte, wo dieses an Bachs Material unmöglich sein musste. Diese letzteren Fälle sind es, gegen die man mit Polowzow Einspruch erheben kann; hier ist die Präsentationszeit in der Tat kein günstiges Maas mehr; diese Fälle sind aber glücklicherweise Ausnahmen; sie beeinträchtigen nicht die allgemeine Gültigkeit der unter besseren Umständen gefundenen Tatsachen.

Ungefähr zur selben Zeit, da ich die Versuche über das Produktgesetz beendet hatte und eine Übersicht der Ergebnisse als vorläufige Mitteilung publiziert worden war, [1]) erschien eine Arbeit von Maillefer [2]) über Versuche, welche mit den meinigen grosse Übereinstimmung zeigten. Seine Resultate sind selbst zum Teil die nämlichen wie die Meinigen. Diese Arbeit habe ich nicht in der Literatur-Übersicht besprochen, weil es bequemer ist jetzt nachdem ich meine eigenen Zahlen gegeben habe die Übereinstimmung und die Unterschiede unserer beiden Untersuchungen klar zu legen. Maillefer tat dasselbe für die Zentrifugalkraft was Fitting für die Schwerkraft getan hatte. Er konstruirte einen Zentrifugalapparat, der es ermöglichte die Keimlinge abwechselnd zwei Kräften auszusetzen welche ungleich stark und entgegengesetzt waren, während die Reizzeiten gleich oder ungleich sein konnten. Dieser sehr schöne Apparat wird vielleicht noch manchen Dienst leisten können für spätere Untersuchungen. (Weberschen Gesetz), die einzige Beschwerde war der unregelmässige Lauf des Motors. In dieser Weise bestimmte er keine Präsentationszeiten, sondern Verhältnisse zwischen Kräften und Zeiten, die keine Krümmung verursachen.

1) C. J. Pekelharing, Zittingsverslag v. d. Kon. Akad. van Wet. Amsterdam, Mei 1909.

2) A. Maillefer, Bulletin de la Société vaudoise des Sc. Nat., 5ième Série, Vol. XLV, Juin 1909, no. 166.

Sei z. B. in der Stellung A die Kraft f, in der Stellung B, wo die Kraft entgegengesetzt wirkt, die Kraft f', so versucht er empirisch die Reizzeiten (t' in A; t' in B) so zu regulieren, dass keine Krümmung auftritt. Für 14 Fälle und mit Kräften von 2 mg. bis 0.2 mg. findet Maillefer als überzeugendes Resultat $\frac{f}{f'} = \frac{t'}{t}$ oder $ft = f't'$. Also: *Das Produkt von wirkender Kraft und Reizzeit ist konstant.* Maillefer's Versuche bilden einen wertvollen Beitrag für die Untersuchungen über Perzeption und Präsentationszeit bei Geotropismus.

Man hat also die Produktregel in vier Fällen gefunden:

I. (Fitting) Bei intermittierender Reizung mit Schwerkraft ist das Produkt von Zeit und Kraft konstant.

II. (Ich selbst) Bei andauernder Reizung mit Schwerkraft ist das Produkt von Präsentationszeit und Kraft konstant.

III. (Maillefer) Bei intermittierender Reizung mit Zentrifugalkraft ist das Produkt von Zeit und Kraft konstant.

IV. (Ich selbst) Bei andauernder Reizung mit Zentrifugalkraft ist das Produkt von Zeit und Kraft konstant.

Der zweite Teil von Maillefer's Arbeit enthält keine Versuche, sondern eine mathematische Behandlung der Zahlen von Bach und Czapek über Präsentationszeit und Einfluss der Temperatur. Er fasst seine Meinung, wie folgt zusammen: Cette étude aura, je l'espère, montré quelle riche moisson nous promet une méthode expérimentale rigoureuse alliée à l'analyse mathématique des résultats; je voudrais avoir démontré que la détermination précise de la loi qui régit les phénomènes vaut

mieux qu'une quantité d'expériences sans liens entre elles. Si nous avions pu disposer de séries de chiffres sûrs, nous n'aurions pas constaté les contradictions et les points obscurs auxquels nous nous sommes trop souvent heurtés. La parole est maintenant à l'expérience".

Sowohl dieser Schluss wie die ganze Behandlung des Themas zeigen deutlich das Maillefer die mathemathische Behandlung den Versuchen unterordnet. Aber selbst dann noch kann seine Arbeit als eine ernste Warnung gegen jede mathematische Behandlung ohne genaue Versuche gelten: denn an der Hand meiner eigenen Ergebnisse vermag ich jetzt zu zeigen dass die meisten seiner Formeln fehlerhaft sind. Ich werde sie nach einander besprechen.

Die erste Endformel (S. 289) $Pf = p$ (wo P die Präsentationszeit, f die Zentrifugalkraft und p die Konstante ist) ist richtig: sie enthält das Produktgesetz für die Zentrifugalkraft, hergeleitet aus Bach's Zahlen. Die Zweite Endformel (S. 290) $R = \frac{2}{\sqrt{f}}$ (wo R die Reaktionszeit, f die Zentrifugalkraft ist) hat keinen Wert, da sie aus Czapeks Zahlen über die Reaktionszeit hergeleitet ist, von denen ich gezeigt habe, dass sie gänzlich unbrauchbar sind (siehe S. 302). Die dritte Endformel (S. 291) $R = \frac{90,85}{\sqrt{f}}$ (wo R wieder die Reaktionszeit und f die Zentrifugalkraft ist) scheint mir deshalb nicht richtig zu sein, weil dabei übersehen worden ist dass über 1 mg. die Reaktionszeit bei Bach nicht mehr abnimmt. Maillefer nimmt hier augenscheinlich an, dass Bachs Beobachtungen ungenau seien; da ich aber Bachs Ergebnisse bestätigt habe, kann ich mich nicht mit Maillefer's Formel vereinigen. Die vierte Endformel (S. 294) ist jedenfalls unrichtig.

$P = \frac{p_1}{\sqrt{\sin. \alpha}}$ (wo P die Präsentationszeit, p_1 die Kon-

stante und α der Ablenkungswinkel sind). Er hat diese Formel aus Bachs Zahlen hergeleitet und dabei „pour simplifier (le peu de précision des résultats empiriques nous le permet)" Zahlen abgerundet ($b = 0.6$; Maillefer nimmt $b = 0.5$ an, und um zur richtigen Formel zu kommen hätte er $b = 1$ annehmen müssen). Dabei geht er ganz willkürlich vor und kommt dabei zu einem Ergebniss dass nicht das einfache Produktgesetz ist, welches Blaauw und Fröschel aus Bach's Zahlen hergeleitet haben, und welche letzteren ich mit meinen Zahlen bestätigt habe.

Aus dieser Auffassung Maillefers sieht man deutlich wie gegründet Went's Wunsch war, dass die Untersuchung von Bach wiederholt wurde. Von den vier Autoren, die darauf weiterbauten, haben zwei (Blaauw und Fröschel) Bach's Zahlen als beweisend angesehen für die Formel $P = \frac{p_1}{f}$; zwei andere (Buder und Maillefer) dagegen nicht.

Es hat Maillefer getroffen, dass Fitting's Sinusgesetz und seine eigene Behandlung von Bach's Zahlen zu einem verschiedenen Ergebnis führen (S. 310). Glücklicher weise hat er hier keine Hypothese gemacht um diesen scheinbaren Unterschied zu erklären; er will dazu noch abwarten ob genauere Untersuchungen seine Formel bestätigen werden. Die fünfte Endformel (S. 298) $R = \frac{r_1}{\sqrt[10]{\sin. \alpha}}$ (wo R die Reaktionszeit, r_1 die Reaktionszeit für einen Ablenkungswinkel von 90°, und α der Ablenkungswinkel sind) hält Maillefer selbst für nicht sehr wertvoll da Bach's Zahlen ihm nicht sicher genug scheinen zu sein. Dass diese Formel falsch ist, geht schon daraus hervor, dass bei ihrer Herleitung die Formel $P = \frac{p_1}{\sqrt{\sin. \alpha}}$

benutzt wurde. Überdies muss ich hier meine eigenen Zahlen erwähnen, die von den von Bach und Czapek gefundenen verschieden sind. Und da ich für verschiedene Ablenkungswinkel über und unter dem Horizont nicht die gleiche Reaktionszeit fand, so muss dies die mathemathische Behandlung komplizieren. Überdies ist es zu bezweifeln ob man die Reaktionszeit überhaupt in eine Formel ausdrücken kann, in der nur die wirkende Kraft vorkommt, so lange es nicht sicher ist dass die Reaktionszeit in der Tat nur von dieser abhängt. Für die sechste und siebente Endformel (S. 299) über die Reaktionszeit und auch für die Endformel auf S. 310 gelten die gleichen Bemerkungen. Auch bringt Maillefer Zahlen über die Grösse der Nachwirkungen in verschiedenen Ablenkungswinkeln in eine Formel. Seite 296 habe ich schon gezeigt, dass diesen Zahlen kein vergleichender Wert zukommt, da bei ihnen stets während gleichen Zeiträumen, nicht während Präsentationszeiten oder deren Multipla gereizt worden ist. Deshalb ist Maillefers Formel an sich schon falsch, weil man keine Kurve konstruieren kann mit Zahlen die nicht nach einer gleichen Methode bestimmt sind. Schliesslich hat Maillefer Bachs Zahlen über den Einfluss der Temperatur auf die Präsentationszeit in eine Formel bringen wollen. Er war dabei vorsichtig und sah selbst ein, dass seine Daten ungenügend waren. Gewiss werden Untersuchungen auf diesem Gebiet viel Interessantes ergeben, aber die Untersuchungen von Blackman [1], Smith [2]) und Kuijper [3]) über den Einfluss der Tempera-

1) F. F. Blackmann, Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.

2) A. M. Smith, Annals of the R. Bot. Garden, Peradeniya, Vol. III, 1906.

3) J. Kuijper, Zittingsverslag der Kon. Akad. van Wet., Amsterdam, Sept. 1909 und in diesem Band des Recueil S. 131.

tur auf einen physiologischen Prozess und über die Frage der Optima zeigen genügend, dass in diesem speziellen Fall zuerst eine Untersuchung nötig ist, und dass darauf die mathematische Behandlung wahrscheinlich nicht sehr einfach sein wird. [1]) Aus dieser Besprechung von Maillefer's theoretischer Abhandlung geht hervor dass die Ergebnisse der mathematischen Behandlung, die er so wichtig achtete, nur sehr wenig wertvoll sind. Dass mathematische Behandlung Resultate liefern und dass eine Formel häufig eine Übersicht geben kann, wo die Beschreibung der Resultate kein klares Bild gibt, das gebe ich gerne zu. Aber zuerst müssen die Untersuchungen so weit beendet sein, dass keine Vernachlässigung oder eine einigermassen wichtige Abrundung der Zahlen vorzukommen braucht. Wenn dann die gefundenen Zahlen nicht deutlich sprechen ist es empfehlenswert zur mathematischen Behandlung zu greifen. In einigen Fällen, sowie hier mit den vier Fällen der Produktregel ist das Resultat aber dann so einfach, dass man keine Mathematik braucht um einen Schluss aus den Zahlen zu ziehen. [2])

1) Im Laboratorium des Herrn Prof. Went sind über diese Frage Untersuchungen angefangen worden. Bevor ihre Resultate bekannt sind, ist es also besser Betrachtungen über die Frage zu unterlassen.

2) Siehe über Maillefer's Untersuchungen auch P. Fröschel: Sitzber. d. kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem. naturw. Kl. Bd. CXVIII, Abt. I. Oktober 1909.

ZWEITER TEIL.

Anwendungen des Produktgesetzes.

KAPITEL V.

Ueber das Zusammenwirken von Licht-, Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreizen.

§ 9. Das Zusammenwirken von Schwerkraft und Zentrifugalkraft.

Seitdem Knight gezeigt hat, dass Schwerkraft und Zentrifugalkraft in ihrer Wirkung auf die Pflanze homolog sind, ist dies allgemein angenommen worden.

Es war sehr wichtig dass dies geschehen konnte, denn dies hat aus den Erklärungen und Theorieen viele hypothetische Betrachtungen fern gehalten, die wahrscheinlich sonst angesichts der Kompliziertheit der Schwerkraft als physikalische Erscheinung sich eingedrängt hätten Es ist aber nie streng bewiesen worden dass die Wirkung der Zentrifugalkraft und der Schwerkraft in der Tat die gleiche ist, wiewohl manches bekannt ist, das darauf hinweist. Die Produkte von Zeit und Kraft für eine sichtbare Reaktion erforderlich, sind für dieselbe Pflanze für beide gleich. Man sieht dies sofort durch die Vergleichung der Zahlen für *Lepidium sativum* (Tabelle XXII und XXVI); für *Avena sativa* sind die Zahlen nicht so deutlich, aber man muss dabei bedenken dass die Durchschnittstemperatur bei der einen Reihe 24° C. war, (Tabelle XI und XVII), und bei der anderen Reihe 17° C. (Tabelle XXV), und dass die Präsentationszeit für 90° bei 17° C. ungefähr 5′ beträgt, wodurch das Produkt bis ungefähr 300 mgsek. steigen muss. Der beste Beweis kann aber geliefert werden indem man die Schwerkraft teilweise durch Zentrifugalkraft ersetzt. Die Frage ist hier nicht um die beiden

Kräfte zusammenwirken oder ein andere entgegengesetzt wirken zu lassen, sondern um den Pflänzchen einen Teil der mgsek. für die Krümmung erforderlich, als Zentrifugalkraft zu applizieren, den Rest als Schwerkraft. Zu diesem Zweck wurden einige Versuche angestellt. Um zu gleicher Zeit mehrere Pflänzchen untersuchen zu können musste ich es so einrichten, dass die Pflänzchen zuerst in einem runden Behälter wuchsen und so zentrifugiert wurden; dann aber in einen graden Behälter übertragen wurden, der in einen Ablenkungswinkel von 90° gebracht wurde, so dass die Wirkung der Schwerkraft in gleicher Richtung stattfand als diejenige der Zentrifugalkraft. Um dies zu ermöglichen brachte ich in die ringförmigen Behälter ein mit Gipsbrei etwas verfestigtes Tüchlein; in dies kam die Erde in welcher gesät wurde. Das Ganze wurde nun zentrifugiert; und gleich darauf hob ich das Tüchlein mit Erde und Pflänzchen aus dem Behälter, zog es gerade und legte das ganze in einen geraden Behälter. Diese Arbeit erforderte zwar einige Übung und stets verloren einige Keimlinge ihre richtige Stellung; jedoch ungefähr 10 hielten sich jedesmal gut. Die Zahlen folgen unten:

Tabelle XXVIII. Zusammenwirken von Schwerkraft und Zentrifugalkraft. Coleoptile von *Avena sativa*. (Temp. 18° C.)

Zentrifugalkraft.			Schwerkraft.			Summe.	Reaktion.
Kraft.	Zeit.	Produkt.	Stellung	Zeit.	Produkt.		
0.98 mg.	4′	240 × 0.98 = 235 mgsek.	90°	4′	240 mgsek.	475 mgsek.	Krümmung.
0.98 „	3½′	210 × 0.98 = 205 „	90°	3½′	210 „	415 „	Krümmung.
0.98 „	3′	180 × 0.98 = 176 „	90°	3′	180 „	356 „	Krümmung.

Aus Tabelle III geht hervor das bei einer Reizdauer von 4′5″ und von 4′ in einem Ablenkungswinkel von 90° die Keimlinge keine Krümmung aufwiesen. Ebenso geht aus Tabelle XXV hervor dass für eine Zentrifugalkraft von 0.98 mgsek. die Präsentationszeit ungefähr 5½′ beträgt. Die Anzahl mgsek. in der Form von Schwerkraft und Zentrifugalkraft allein zugeführt war bei diesen Versuchen also ungenügend um eine Reaktion zu liefern; jedoch *das Zusammenwirken beider Reize ergab eine Reaktion.* Die totale Anzahl der angewandten mgsek. war zwar etwas höher als das Produkt, aber ich wollte diese Versuche nicht mit noch weniger mgsek. nehmen, weil ich dann riskieren würde durch die individuellen Unterschiede bei einer Anzahl der Keimlinge unter der halben Präsentationszeit zu bleiben, wodurch auch nach der Summierung keine Krümmung auftreten würde können.

Diese Resultate bestätigen also die, seit Knight, geltende Auffassung, dass die Wirkung der Schwerkraft und der Zentrifugalkraft auf die Pflanze homolog ist; man kann aber zugleich daraus folgern, dass die Perzeption des Schwerkraftreizes und des Zentrifugalkraftreizes augenscheinlich auf demselben Prozess beruht.

§ 10. Das Zusammenwirken von Schwerkraft und Licht.

Nachdem ich gefunden hatte, dass Schwerkraft und Zentrifugalkraft zusammen wirken können, habe ich ähnliche Versuche über die Perzeption des Lichtes angestellt. Man kann sich vorstellen, dass es möglich sein würde einen Teil der Lichtmenge, für eine Krümmung erforderlich, durch einen gewissen Schwerkrafts- resp. Zentrifugalkraftsreiz zu ersetzen. Dies ist etwas anderes als was bis jetzt unter dem Namen „Zusammenwirken von Photo-

tropismus und Geotropismus" [1]) publiziert worden ist. Dabei reizte man gleichzeitig mit beiden Reizen und beurteilte dann die Reaktion. Man kannte dabei das Produktgesetz noch nicht, und fand es deshalb nicht notwendig, mit bestimmten Reizmengen zu arbeiten. Man reizte sehr weit über die Präsentationszeit hinaus; dadurch aber entstehen mancherlei Komplikationen, deren Existenz man nur zum Teil kennt, siehe z.B.: Blaauw über die + und — Reaktion auf den Lichtreiz und über die Veränderung der sog. Stimmung nach langer Beleuchtung. Bestimmt wissen wir Folgendes: *a*). Eine für jede Pflanze bestimmte Menge von Meterkerzensekunden verursacht eine bestimmte phototropische Krümmung. *b*). Eine ebenso bestimmte Menge mgsekunden verursacht eine geotropische Krümmung. Die Frage, welche experimentell gelöst werden kann, ist folgende: Zeigt die Pflanze eine Krümmung wenn ein Teil der Meterkerzensekunden durch mgsekunden ersetzt wird? Über diese Frage habe ich Versuche angestellt mit den Coleoptilen von *Avena sativa*, und ich habe gewählt: Induktion der Schwerkraft in dem Ablenkungswinkel von 90°, also Präsentationszeit zwischen 4½′ und 5′; Induktion des Lichtes mit einer derartigen Lichtstärke und Lichtentfernung, dass die Präsentationszeit gleichfalls ungefähr 4½ Minuten betrug [2]). In der ersten Serie habe ich die Reize nach

1) Die letzte Mitteilung auf diesem Gebiet mit einem Literaturübersicht ist von H. Ritter von Guttenberg, Jahrb. f. wiss. Botan, Bd. XLV, 1908. Eine Kritik findet sich bei O. Richter, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVI, 1909.

2) Die Aufstellung war die gleiche wie von Blaauw. Siehe Recueil des Trav. bot. Néerl., Vol. V, 1909. Kapitel I, § 2. Das wichtigste ist, dass Auerlicht mit einem hängenden Strümpfchen benutzt wird. Die Lampe steht im Korridor und das Licht fällt in die Dunkelkammer, wo die Versuche angestellt werden durch eine Öffnung, die von innen geschlossen werden kann. In der Öffnung befindet sich eine Irisblende; durch Regulierung dieser und Scheiben von Milchglas oder Russglas, weiterhin durch Veränderung der Stellung von Lampe und Keimlingen, erhält man die erwünschte Lichtintensität.

einander in die gleiche Richtung induziert und zwar zuweilen den Lichtreiz, zuweilen den Schwerkraftreiz am ersten. Bei jedem Versuch nahm ich die Schwankung der Präsentationszeit durch wechselnde Temperatur und individuelle Variation berücksichtigend. Kontrollversuche mit nur Schwerkraft-, oder Lichtinduktion um Gewissheit zu haben, dass diese Reize allein nicht lang genug gedauert hatten um eine Krümmung zu verursachen. Nach der Reizung wurden die Pflänzchen zuerst jede 10′, dann jede 5′ beobachtet; nach Ablauf der ersten Stunde bis zum Ende des Versuches (nach 2 oder 2½ Stunden) jede Viertelstunde. Die Resultate sind die folgenden:

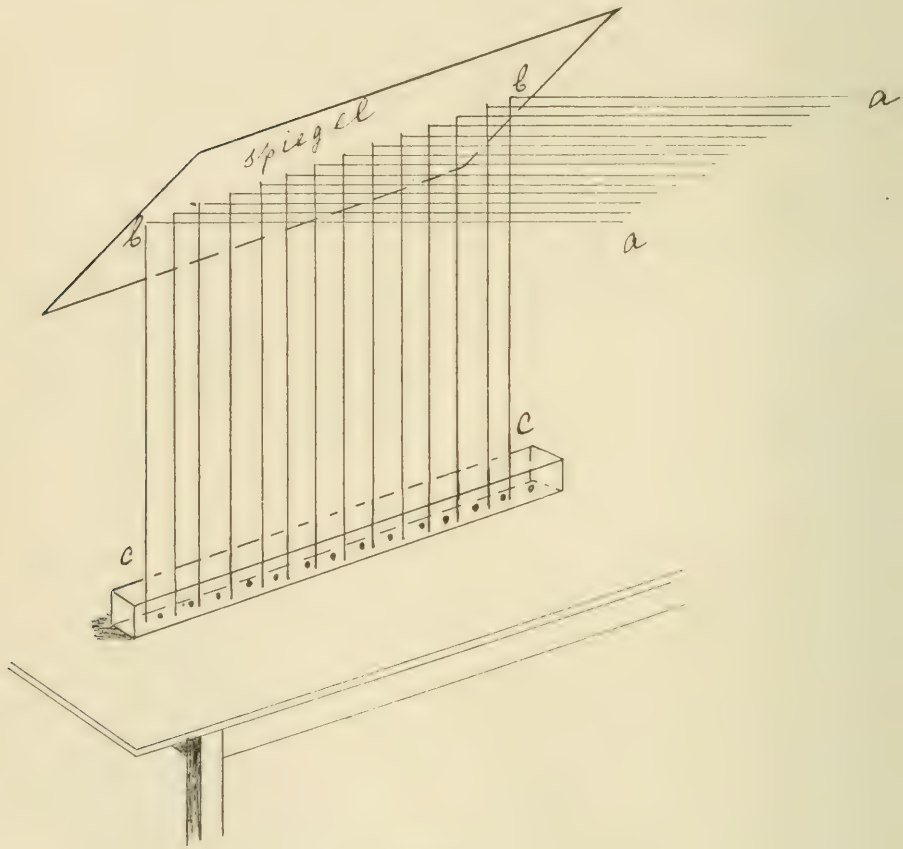
Tabelle XXIX. Schwerkraft- + Lichtreiz.
Coleoptile von *Avena sativa.*

Licht	3′	+ Schwerkr.	2′	.....	keine Krümmung.
Schwerkr.	2′	+ Licht	3′	.....	„ „
Schwerkr.	2′	+ Licht	2′45″	.....	„ „
Schwerkr.	3′	+ Licht	3′	.....	Krümmung bei einzelnen. In dem Lichtkontrolversuch ebenso Krümmung bei einzelnen.
Schwerkr.	3′	+ Licht	3′	.....	keine Krümmung.
Schwerkr.	3′	+ Licht	2′45″	.....	„ „
Schwerkr.	3′	+ Licht	3′	.....	„ „
Licht	3′	+ Schwerkr.	3′	.....	„ „
Licht	3′	+ Schwerkr.	3′	.....	„ „
Schwerkr.	4′	+ Licht	3′	.....	„ „
Schwerkr.	4′	+ Licht	3′	.....	„ „
Licht	3′	+ Schwerkr.	4′	.....	„ „
Licht	3′	+ Schwerkr.	4′	.....	„ „
Schwerkr.	4′10″	+ Licht	4′10″	.....	Krümmung bei einzelnen. In dem Lichtkontrolversuch ebenso Krümmung bei einzelnen.
Schwerkr.	4′30″	+ Licht	4′	.....	keine Krümmung.
Schwerkr.	5′	+ Licht	3′	.....	Krümmung bei einzelnen. In dem Schwerkraft-kontrolversuch ebenso Krümmung bei einzeln.
Schwerkr.	4′30″	+ Licht	2′45″	.....	keine Krümmung.

Man sieht dass wahrscheinlich in Folge von individuellen Verschiedenheiten zuweilen eine Krümmung nach einem Lichtreiz kürzer als die normale Präsentationszeit eintritt, und dies zeigt die Notwendigkeit der Kontrolversuche. Zu gleicher Zeit sieht man das nachfolgende Resultat:

Licht- und Schwerkraftreize wirken nicht zusammen.

Mann könnte indessen noch meinen, dass die Wirkung



Figur III.

beider Reize zu gleicher Zeit anstatt nacheinander, zu einem anderen Ergebnis führen könnte. Deswegen habe ich Versuche genommen mit horizontal gestellten Keimlingen in vertikalem abwärts gerichtetem Licht, wie in der nachstehenden Figur schematisch angedeutet worden ist (fig. 3). Der horizontal einfallende Lichtbüschel wird dazu an einem Spiegel, der unter 45° aufgestellt ist reflektiert; die Keimlinge werden dem Versuch ausgesetzt in einem, allseitig mit schwarzem Tuch umgebenen Raum, in dem nur oben sich eine Öffnung befindet um den Spiegel hinein zustellen. Dadurch fiel nur das reflektierte Licht auf die Keimlinge, sodass diese nicht gereizt werden konnten durch Strahlen aus dem noch nicht reflektierten Büschel. Da das Öffnen und Schliessen der Blende durch welche das Licht in die Dunkelkammer eintritt einige Zeit beansprucht, dauert bei diesen Versuchen der Schwerkraftreiz etwas länger als der Lichtreiz.

Als Beispiel gebe ich die folgenden Zahlen eines Versuches:

Behälter horizontal gelegt; Sekundenzähler gleich angesetzt bei 0″

Blende geöffnet; Sekundenzähler bei 30″

Blende geschlossen; Sekundenzähler bei 3′30″

Behälter vertikal gestellt; Sekundenzähler bei 3′50″

also:

Schwerkraftreiz während 3′50″

Lichtreiz während 3′30″ — 30″ = 3′.

Die grösste Schwierigkeit hierbei ist, dass durch die Reflexion an dem Spiegel die Lichtintensität verändert wird und dass Kontrolversuche also sehr notwendig sind. Ein Kontrolversuch für das Licht allein ist aber durch die horizontale Stellung des Behälters ausgeschlossen. Ich habe also einen Umweg machen müssen, und machte die während des Lichtreizes induzierte Schwerkraftreizung unwirksam indem ich gleich nach ihrem Ablauf eine ebenso

lange aber entgegengesetzte Schwerkraftinduktion stattfinden liess. Natürlich bleibt die Frage bestehen ob dies erlaubt ist: und ob die Lichtinduktion keinen verändernden Einfluss ausübt auf die Reaktion, die die Folge der Schwerkraftreizung ist. Dass entgegengesetzte Schwerkraftreizungen einander, was die Reaktion betrifft, ausgleichen — wenigstens wenn sie nicht viel länger als die Präsentationszeit dauern, hat schon Fitting[1]) nachgewiesen.[2]) Der Sicherheit halber habe ich auch selbst einige Versuche genommen, und dabei das gleiche Resultat erhalten.

Tabelle XXX. Coleoptile von *Avena sativa: a.* Reizung in der horizontalen Stellung; *b.* Reizung nach Drehung um 180°.

a Gegen *b.*		Resultate.	
5′	5′	Keine Krümmung.	
6′	6′	„	„
7′	7′	„	„
8′	8′	„	„
9′	9′	„	„
10′	10′	„	„

Dann beobachtete ich dass durch die beiden Schwerkraftreize die Reaktion auf einen Lichtreiz, welcher länger war als die Präsentationszeit, nicht rückgangig wurde. Ich reizte also zuerst gleichzeitig mit Licht- und Schwerkraft: gleich

1) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905, S. 242.

2) Dasselbe kann man auch, wiewohl weniger sicher, aus einer Bemerkung von Czapek folgern: Sitz. ber. der Kais. Akad. der Wiss. in Wien, Math. nat. Cl., Bd. CIV, 1c Abt., 1895, S. 349.

darauf im Dunkeln mit Schwerkraft in entgegengesetzter Richtung. Die Resultate waren:

TABELLE XXXI. Coleoptile von *Avena sativa.*

Schw.kr.	10′50″	Licht	10′	Entgegengesetzte	Schwkr.	10′50″	Resultat. Krümmung.
„	9′40″	„	9′	„	„	9′40″	„
„	9′10″	„	8′20″	„	„	9′10″	„
„	8′	„	7′	„	„	8′	„
„	6′50″	„	6′	„	„	6′50″	„
„	5′50″	„	5′10″	„	„	5′50″	undeutliche Krümmung.
„	4′50″	„	4′	„	„	4′50″	keine Krümmung.

Diese Ergebnisse sprechen für die Gültigkeit der so genommenen Kontrollversuche. Danach konnte ich also zu den eigentlichen Versuchen übergehen. Die Resultate dieser Versuche sind folgende:

TABELLE XXXII. Schwerkraft- und Lichtreizung Coleoptile von *Avena sativa.*

			Kontrollversuch für jeden Reiz besonders
Schw.kr.	4′ + Licht 3′	Keine Krümmung.	Keine Krümmung.
„	4′10″ + Licht 2′20″	„ „	„ „
„	4′30″ + Licht 3′	„ „	„ „
„	4′20″ + Licht 3′10″	„ „	„ „
„	4′20″ + Licht 3′30″	„ „	„ „
„	4′30″ + Licht 3′45″	„ „	„ „

Diese Ergebnisse bestätigen die Schlüsse aus den Resultaten der Tabelle XXIX.

Eine Menge Meterkerzensekunden, zu gering um eine Reaktion zu geben kann nicht durch Hinzufügung von einer Anzahl mgsekunden, die an sich auch zu gering ist um eine Reaktion hervor zu rufen, ergänzt werden.

Wir kommen also zu dem Schluss: **Die Perzeption von Licht- und Schwerkraftreizen ist nicht identisch.**

Es bestanden ja schon Tatsachen, die hierauf hinwiesen.

Erstens der Unterschied in der Reaktionszeit. Die Krümmung nach Schwerkraftreizung fängt nach ungefähr 40′ an, diejenige nach Lichtreizung erst nach ungefähr $1^1/_2$ Stunden. Ferner haben Oltmanns [1]) für Algen und *Phycomyces*, Blaauw für *Phycomyces* und *Avena*-Coleoptile, Linsbauer und Vonk [2]) für verschiedene Wurzeln nachgewiesen, dass dasselbe Organ positiv oder negativ auf das Licht reagieren kann, jenachdem man die Lichtmengen verschieden nimmt.

Etwas ähnliches ist bei Schwerkraftreizung unbekannt. Ich habe darüber eine Anzahl Versuche angestellt indem ich *Avena*-Coleoptile sehr lange zentrifugierte. Wenn bei der Schwerkraftreaktion eine ähnliche Umstimmungsneigung bestände wie bei der Lichtreaktion, so würde sich dies bei solchen Versuchen äussern können. Es ist technisch unmöglich sehr hohe Zentrifugalkräfte zu benutzen, weil dann die Keimlinge brechen oder wenigstens verletzt werden. Untersuchungen von Mottier, [3]) Andrews [4]) und van Wisselingh [5]) haben dies zur Genüge gezeigt; es war also überflüssig auf diesem Wege weitere

1) F. Oltmanus, Flora Bd. 75, 1892.

2) K. Linsbauer und V. Vonk. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXVII, 1909.

3) D. M. Mottier, Annals of Botany, Bd. XIII, 1899.

4) Fr. M. Andrews, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1902.

5) C. van Wisselingh. Beih. zum Bot. Centralbl., Bd. XXIV, 1909.

Versuche zu machen. Indem man aber während sehr langer Zeit mit einer mechanisch unschädlichen Kraft zentrifugiert, wird die Pflanze doch in hohem Masse überreizt und man erhält auf diesem Wege so ziemlich das gleiche, wie durch die Wirkung einer sehr grossen Kraft während kurzer Zeit. Um die Krümmung während dieser, sehr lang andauernden Versuche zu verhindern, habe ich die Coleoptile in ein Gipsverband eingeschlossen. Dies geschah nach der Methode van Pfeffer[1]).

Es war in der Tat notwendig, das Gipsverband während des Zentrifugierens, jede zwei bis drei Stunden nass zu machen; tat ich dies nicht, dann entzog der Gips, der durch das Zentrifugieren viel Wasser verlor, den Koleoptilen das nötige Wasser, sodass diese erschlafften und reaktionsunfähig wurden. Um die Keimlinge aus dem Gipsverband zu lösen schnitt ich sie in dem Gips über der Erde ab, markierte die zentripetale Seite und legte das Ganze ins Wasser. Dann wurde der Gips bald so spröde dass ich den Verband leicht erbrechen und das Coleoptil befreien konnte.

In allen Fällen führte dies dann gleich eine starke zentripetale Krümmung aus. Aus der nachstehenden Tabelle sieht man dass ich selbst bis über 2 Million mgsek. angewandt habe! Jedoch war die Krümmung nicht weniger intensiv als nach Reizung mit 300 mgsek., sodass ich glaube hieraus folgern zu können, dass dasselbe Organ nicht im Stande ist sowohl positiv als negativ auf die Schwerkraft zu reagieren.

---

1) W. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung u. s. w. S. 238, ff.

Tabelle XXXIII. Coleoptile von *Avena sativa* im Gipsverband.

Kraft.	Dauer.	Produkt in mgsec.	Für die Krümmung erforderlich.	Quotient von Reihe 4 und 5.
22 mg.	5½ Stunden.	22 mg. × 19800″ = 435600 mgsek.	± 300 mgsek.	1452
18 „	9½ „	18 „ × 34200″ = 615600 „	„	2052
22 „	13 „	22 „ × 46800″ = 1.029600 „	„	3432
22.4 „	14 „	22.4 „ × 50400″ = 1.128960 „	„	3763
22.4 „	17 „	22.4 „ × 61200″ = 1.370880 „	„	4569
22.4 „	19 „	22.4 „ × 68400″ = 1.532160 „	„	5107
22.4 „	21 „	22.4 „ × 75600″ = 1.693440 „	„	5644
22.4 „	23 „	22.4 „ × 82800″ = 1.854720 „	„	6182
22.4 „	25 „	22.4 „ × 90000″ = 2.016000 „	„	6720
22.4 „	27 „	22.4 „ × 97200″ = 2.177280 „	„	7257

Aus allem diesem geht hervor dass **die Perzeption des Lichtreizes und diejenige des Schwerkraftreizes einander unähnlich sind.** Nun wir dies wissen, können wir die Versuche über Zusammenwirkung von Licht und Schwerkraft ausdehnen indem wir Reize anwenden, die jede für sich eine sichtbare Reaktion verursachen. Damit betreten wir das alte Gebiet der „Zusammenwirkung von Geotropismus und Heliotropismus", aber die Versuche müssen jetzt so genommen werden dass die Grösse des Reizes stets bekannt ist; die Reizdauer muss man ausdrücken in Teile oder Multipla der Präsentationszeit.

Das beste wäre natürlich beide Reize gleichzeitig wirken zu lassen. Hierbei ist aber wieder der schwierige Kontroll-

versuch für den Lichtreiz notwendig, und da die Methode mit Reizung nach einander bei den vorigen Versuchen die gleichen Resultate gegeben hat, wie die Methode mit gleichzeitiger Reizung, so habe ich die neuen Versuche derartig angestellt, dass zuerst mit Schwerkraft, dann mit Licht gereizt wurde, oder umgekehrt. Die Richtung der Reize war entgegengesetzt. Ich wählte wieder die Entfernung und die Intensität des Lichtes derart dass die Präsentationszeit ungefähr 5′ betrug; den Schwerkraftreiz empfand die Pflanze in der horizontalen Stellung; auch für diesen war die Präsentationszeit ungefähr 5′. Die ersten Versuche nahm ich mit der Präsentationszeit für Schwerkraft gegenüber derjenigen für Licht und in den beiden Kombinationen: zuerst Schwerkraft, dann Licht; oder zuerst Licht, dann Schwerkraft. In beiden Fällen war das Resultat das gleiche. Nach ungefähr 50′ (Reaktionszeit für Schwerkraft) trat eine Krümmung in die durch die Schwerkraft induzierte Richtung auf; diese verschwand nach ungefähr 1½ Stunden und dann trat eine Reaktion in die durch das Licht induzierte Richtung auf, bevor 2 Stunden vorbei waren. (Also zur normalen Zeit). Aus diesem Versuch kann man schon herleiten, dass die Perzeption von Licht- und Schwerkraftreiz durch die Pflanzen von einander unabhängig sind. In diesen Resultaten finden aber die verschiedenen, in der Literatur [1]) erwähnten Mitteilungen, ihre Erklärung noch nicht. Es ist wohl unmöglich aus den Beschreibungen dieser Versuche die Reizmengen zu bestimmen und es ist auch wohl deutlich dass bei jenen Versuchen Komplikationen, welche die Untersucher selbst nicht kannten, auftreten mussten; demgegenüber steht aber dass die Versuche

1) Siehe wieder: H. Ritter von Guttenberg, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLV, 1908.

beschrieben und die Tatsachen beobachtet worden sind und dass man versuchen muss nach zu spüren wodurch die grossen Unterschiede zwischen den Ergebnissen der verschiedenen Autoren verursacht wurden. Deshalb habe ich noch einige Versuche über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus angestellt.

Nimmt man nicht einmal die Präsentationszeit für Licht gegenüber einmal die Präsentationszeit für Schwerkraft, sondern beide zweimal, so bekommt man auch zuerst Schwerkraftreaktion, dann Lichtreaktion. Dies tritt aber auch noch auf, wenn man zweimal die Präsentationszeit für Licht gegenüber der einfachen Präsentationszeit für Schwerkraft stellt. Dreimal diese Zeit für Licht gegenüber einmal für Schwerkraft aber, ergibt nur noch die Lichtreaktion: diese tritt zur normalen Zeit auf; die Schwerkraftreaktion unterbleibt dagegen gänzlich. Wenn man mehr als dreimal die notwendige Lichtmenge zuführt, also die Beleuchtung länger als 15′ dauern lässt, so treten andere Erscheinungen auf mit denen man Rechnung halten muss: bei einer Beleuchtung länger als die Präsentationszeit nimmt nämlich die Reaktionszeit ab. Die Reaktionszeit ist sehr variabel, wird sehr durch die äusseren Bedingungen beeinflusst, auch hängt sie, wie ich während meiner Versuche bemerkte, von der Länge der benutzten Pflanzchen ab. Im Allgemeinem kann man sagen, dass eine Krümmung nach Reizung während der Präsentationszeit oder länger, sichtbar *ist* zwischen 1½ und 2 Stunden nach dem Anfang der Reizung; das allererste sichtbar *werden* aber der Krümmung ist nicht genau zu bestimmen.

Untersuchungen, wie Bach sie für geotropische Krümmungen angestellt hat, fehlen für die phototropischen Krümmungen. Selbst habe ich dies nicht weiter verfolgt, es würde mich zu weit geführt haben und es war nicht

von grosser Wichtigkeit bei den von mir beobachteten Resultaten. Ich werde die Versuche weiter nicht mehr besprechen, aber die Resultate einfach in einer Tabelle angeben. Es sind zwei Serien: in der ersten liess ich stets zuerst das Licht wirken; in der zweiten reizte ich zuerst mit Schwerkraft.

Tabelle XXXIV. Coleoptile von *Avena sativa*.
Entgegengesetzte Reize mit Licht und Schwerkraft.

Licht.	Schwerkraft.	Reaktion.
5′	5′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
10′	5′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
15′	5′	keine Schwerkraftreaktion; Lichtreaktion.
15′	10′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
20′	5′	keine Schwerkraftreaktion; Lichtreaktion.
20′	10′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
25′	15′	keine Schwerkraftreaktion; Lichtreaktion.
30′	15′	keine Schwerkraftreaktion; Lichtreaktion.
Schwerkraft.	Licht.	
5′	5′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
5′	10′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
5′	15′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
5′	20′	keine Schwerkraftreaktion; Lichtreaktion.
10′	15′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
10′	25′	Schwerkraftreaktion; danach Lichtreaktion.
10′	30′	keine Schwerkraftreaktion; Lichtreaktion.

Diese Versuche führen zu sehr verschiedenen Resultaten, und darin ist die Erklärung für die verschiedenen Beobachtungen der früheren Autoren zu suchen. Man kann aus diesen Ergebnissen schliessen, dass die Perzeption des Schwerkraft- und des Lichtreizes zwar von einander unabhängig sind, dass aber, sobald der Lichtreiz stark wird und hierdurch eine Verkürzung der Reaktionszeit eintritt, es zuweilen für die Schwerkraftreaktion unmöglich ist sich zu äussern, da die Lichtreaktion schon sichtbar wird bevor die Reaktionszeit des Schwerkraftreizes vorbei ist. Ein Beispiel eines derartigen Falles gibt z. B. die Kombination 15′ Licht und dann 5′ Schwerkraft, bei welcher keine Schwerkraftreaktion eintrat, was wohl noch geschah bei 5′ Schwerkraft und dann 15′ Licht. Bei diesem Versuch (Temp. 20°) wurde die Lichtkrümmung schon nach 65′ sichtbar, (auch in dem Kontrollversuch); wurde nun der Schwerkraftreiz zuerst angewandt, dann konnte die Schwerkraftkrümmung noch gerade sichtbar werden, bevor die Lichtkrümmung auftrat. Ob die Kombination von Licht- und Schwerkraftreizen, abgesehen von dem Einfluss auf die Krümmungen, auch noch auf andere Teile des Reizprozesses zwischen der Perzeption und der sichtbaren Krümmung Einfluss ausübt, dies kann aus meinen Versuchen nicht geschlossen werden. Zwar bemerkte ich dass die Intensitat der Krümmung bei den verschiedenen Reizkombinationen nicht die gleiche war.

Aus der Unmöglichkeit der Summierung von zu kleinen Reizen von Licht und Schwerkraft und aus dem normalen Verlauf der Krümmungen bei entgegengesetzten Reizen von nicht sehr langer Dauer geht hervor dass die Perzeption des Lichtreizes nichts mit der Perzeption des Schwerkraftreizes zu machen hat; aus den Versuchen mit Kombinationen von stärkeren Reizen geht aber hervor dass die Reaktionserscheinungen sich gegenseitig doch beeinflussen können. Eine

erneute Untersuchung über die Zusammenwirkung von Geotropismus und Heliotropismus wird sich nicht mit der Perzeption beschäftigen können, sondern mit den Reaktionserscheinungen. Dieser Untersuchung muss aber eine genaue Bestimmung der Reaktionszeit für Lichtreize in Zusammenhang mit äusseren Bedingungen und der Reizdauer vorangehen. Gleichfalls wird man über den Verlauf des Krümmungsprozesses bei Lichtreizung und Schwerkraftreizung gesondert Gewissheit haben müssen bevor man verstehen kann welchen Wert diejenigen Winkel haben, die man bei der kombinierten Reizung findet. Dergleiche Versuche gehören nicht zu dieser Arbeit; die Zahlen, die ich für die Reaktionszeiten bei den Versuchen und den Kontrollversuchen mit Lichtreizung allein (Tabelle XXXIV) gefunden habe, habe ich nicht angegeben, da sie keinen Wert hatten für den Zweck wozu ich die Versuche anstellte; und weil sie nicht genau genug und nicht genügend waren, um als Zahlenmaterial bei einer eventuellen Untersuchung über die Reaktionserscheinungen benutzt zu werden.

KAPITTEL VI.

Über die Perzeption des Schwerkraftreizes.

Die einzige Theorie über die Perzeption der Schwerkraft, die in der letzten Zeit manche Anhänger hat, ist die Němec—Haberlandtsche Statolithentheorie. Eine Zusammenfassung der reichen Literatur gab noch kürzlich K. Linsbauer[1]) Nach dieser Zeit ist noch eine Arbeit von J. Buder[2]) erschienen, der mit einer besonderen Art von intermittierenden Reizungen Ergebnisse erhielt, welche die Theorie zu stützen schienen. Er bemerkt selbst dass seine Versuche nicht direkt beweisend sind, dass sie aber durch die Statolithentheorie vollkommen erklärt werden können. Ausser diesen Versuchen mit intermittierenden entgegengesetzt gerichteten Reizen machte Buder auch Bestimmungen über die Geschwindigkeit der Stärkewanderung bei Zentrifugalkräften. Er findet dass die Zeit für die Wanderung erforderlich nicht der benutzten Kraft umgekehrt proportional ist. Dabei zitiert er Bachs Präsentationszeiten für niedrige Zentrifugalkräfte, die auch nicht den benutzten Kräften umgekehrt proportional sind und schliesst deshalb dass die Wanderungszeiten und die Präsentationszeiten sich analog ändern. Wiewohl er dies nicht als beweisend für die Statolithentheorie betrachten will, so würde er es doch sehr bemerkenswert finden wenn diese beiden Erscheinungen nicht mit einander zusammenhingen. Da ich gezeigt habe, dass Bachs Erklärungshypothese nicht richtig ist, und ferner mit meinen Versuchen seine Ergebnisse nicht habe bestätigen können, so erachte ich Buders

1) K. Linsbauer, Flora, Bd. 97, 1907.
2) J. Buder, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXVI, 1908.

Betrachtungen hierüber eher als eine Stütze gegen als für die Statolithentheorie. Wenn es gelänge entstärkte Organe sich doch noch geotropisch krümmen zu lassen, so würde dies ein Resultat sein wodurch die Statolithentheorie fallen würde. Wenn aber die entstärkten Wurzeln sich nicht krümmten, so würde dies nicht für die Statolithentheorie gelten können, da ja die Methode zur Entfernung der Stärke so schädlich sein könnte, dass dadurch die Reaktionsfähigkeit geschädigt worden wäre. Sowohl Němec[1]) als Haberlandt[2]) haben Entstärkungsversuche gemacht; ersterer in dem er die Pflanzen einige Tage in Gipsverband brachte, der zweite indem er sie der Kälte aussetzte. In beiden Fällen verschwand die Stärke und die Keimlinge reagierten nicht geotropisch bevor die Stärke neu gebildet war. Man hat gegen die Versuche von Němec Einspruch erhoben, weil man meinte dass die Pflanzen nach der Gipsbehandlung nicht mehr gesund sein würden, und deshalb ihre Reaktionsfähigkeit zum Teil eingebüsst haben würden. Den Haberlandtschen Versuchen hat Bach[3]) ihren Wert entnommen, indem er zeigte dass die Reaktionsfähigkeit durch den Einfluss der niederen Temperatur zurückgeht sodass die Resultate nicht überzeugend sein können. Buder[4]) weist darauf hin dass Bach die Haberlandtschen Versuche nicht wiederholt hat und nur durch Extrapolierung aus seinen Beobachtungen schliesst, dass die Schwächung der Reaktionsfähigkeit, die er nach einem Aufenthalt von einigen Stunden bei niedriger Temperatur sah, auf die Dauer zu vollkommener Reaktionsunfähigkeit führen würde. Die Bemerkung Buder's ist richtig, aber dies nimmt nicht weg dass es

1) B. Němec, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XX, 1902.
2) Haberlandt, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XX, 1902.
3) H. Bach, l. c.
4) J. Buder, l. c. p. 177.

von grossem Wert ist, dass Bach den Einfluss der Kälte auf die Reaktionsfähigkeit nachgewiesen hat. Daraus geht auf jeden Fall hervor dass Haberlandt mit Pflänzchen mit geschwächter Reaktionsfähigkeit arbeitete, und dass deshalb seine Ergebnisse weder für noch gegen die Statolithentheorie sprechen.

Eine Mitteilung von Fluri[1]) in einer Arbeit über die Wirkung von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma zeigte dass unter dem Einfluss des Aluminiums Algen und Blattnerven entstärkt werden.

Dies brachte mich dazu die Versuche Haberlandts und Němecs wieder aufzufassen. Ich habe Wurzeln von *Lepidium sativum* in einer Lösung, die Aluminiumsalze enthielt, wachsen lassen.

Diese Salze wirken aber giftig auf die Pflanze; meistens reagieren die Wurzeln mit abnormaler Verdickung und mit Hinwegkrümmung aus der Lösung (Traumatotropismus). Nach einer von Loeb an Tieren angewandten Methode, die Rothert[2]) und Osterhout[3]) in die Botanik eingeführt haben, ist es möglich die Vergiftung durch ein einziges Metallsalz durch Hinzufügung von anderen Metallsalzen aufzuheben. In dem obigen Falle hatte ich, nach allerhand unwirksamen Kombinationen, einigen Erfolg mit Kalialaun. In einer Lösung von 1 Gr. Kalialaun in 4 Liter Leitungswasser wurde ein Teil der Wurzeln entstärkt; andere dünner als die normalen Wurzeln, werden nach einigen Tagen sehr lang und behalten ihre Stärke. Die Samen werden einen Tag in Wasser geweicht und dann auf ein oben mit Mulltuch bespanntes Lampenglas gebracht. Dies wurde im Dunkeln derart in ein Gefäss mit Kalialaunlösung gebracht, dass das Flussig-

1) M. Fluri, Flora, Bd. 99, 1908.

2) W. Rothert, Bot. Ztg., Bd. 64, 1906.

3) W. J. Osterhout, Bot. Gazette, Bd. 44, 1907. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVI, 1908. Bot. Gazette, Bd. 48, 1909.

keitsniveau ungefähr ½ cM. unter der Mull stand. Nach einigen Tagen hatten die Wurzeln eine gehörige Länge erreicht, dann legte ich das Lampenglas in die Lösung, entweder horizontal, oder um die Cotylen nicht zu benetzen beinahe horizontal, und konstatierte nach einigen Stunden deutliche geotropische Krümmungen.

Dann kam es darauf an aus den Wurzeln die Entstärkten auszusuchen. Dies tat ich indem ich die Wurzeln in eine Lösung von Chloralhydrat mit Jodium [1]) brachte, in welcher die Wurzeln sehr durchscheinend werden, sodass man die Anwesenheit der Stärke gleich sehen kann. Die Wurzeln die so keine blaue Farbe aufwiesen, wurden in Serien Hand- und Mikrotomschnitten mit erneuter Jodfärbung mikroskopisch untersucht. Bei jeden hundert gekrümmten Wurzeln war stets eine Anzahl, die gänzlich entstärkt war. Machte ich die Lösung etwas stärker, so wurden die meisten Wurzeln entstärkt, jedoch trat in diesem Falle die traumatotrope Krümmung so stark auf dass beinah keine vollkommen gerade Wurzeln vorkamen, sodass es sehr schwierig war zu untersuchen ob noch eine geotropische Krümmung vorkam. Auch bei der schwachen Lösung war es vor dem Anfang des Versuches immer notwendig eine Anzahl traumatotrop gekrümmte Wurzeln zu entfernen. Es zeigt sich also deutlich, dass die ganze Wurzel mehr oder weniger geschädigt wurde. Aber die Tatsache dass ich doch wiederholt an geraden Wurzeln nach Horizontalstellung eine positive Reaktion beobachtete und bei der Untersuchung dieser Wurzeln keine Stärke mehr vorfand, beweist doch dass die Perzeption des Schwerkraftreizes ohne den Stärkestatolithen geschehen kann. Es war eine Beschwerde

---

1) Methode von A. F. W. Schimper, Jahrb. f. wiss. Botan., XVI, 1885.

des Jodversuches dass dieser die Wurzeln tötet, sodass ich erst nach Ablauf der Krümmung auf die Anwesenheit der Stärke reagieren konnte. Man könnte nämlich glauben dass im Augenblick der Perzeption noch Stärke anwesend wäre und dass diese während der latenten Periode verschwand. Aber indem ich den Jodversuch häufig und an zahlreichen Pflänzchen wiederholte, auch ohne weitere Schwerkraftreizung, habe ich gelernt die entstärkten Wurzeln von der Jodbehandlung zu erkennen (u. m. durch das etwas abnormale Dickenwachstum). Und solche Wurzeln von denen ich a priori Entstärkung erwartete, krümmten sich und es zeigte sich durch den Jodversuch dass sie in der Tat keine Stärke enthielten. Ferner ist auch eine Anweisung in diese Richtung dass die Wurzeln, die für den Einfluss des Aluminiumsalzes empfindlich waren, schon am zweiten Tag entstärkt waren, während ich die Kulturen erst am dritten Tag geotropisch reizte. Wurzeln, aus denen die Stärke während dieser Tage noch nicht verschwunden war, werden ihre Stärke auch in der relativ kurzen latenten Periode jedenfalls nicht verlieren. Die Frage ob die Stärkekörner die Perzeption beschleunigen, könnte gelöst werden, indem man an Wurzeln mit und ohne Stärke die Präsentationszeit bestimmte. Est ist mir mit dieser Methode nicht gelungen. Schon früher bemerkte ich dass es für diese Wurzeln notwendig ist sie während der latenten Periode auf den Klinostaten rotieren zu lassen, damit deutliche Krümmungen auftreten. Dies war mit den Wasserkulturen nicht möglich; auch war es bei der konstatierten Schädlichkeit der Lösung und bei der Neigung zu traumatotropen Krümmungen notwendig längere Zeit zu reizen um deutliche Krümmungen zu erhalten.

In jedem Fall spricht dieses Ergebnis mit all den andren Tatsachen, die nur schwierig in die Statolithentheorie hineinpassten, gegen die Theorie.

ÜBERSICHT DER RESULTATE.

I. Für Schwerkraft und Zentrifugalreize ist für die gleiche Pflanze unter gleichen Bedingungen das Produkt von wirksamer Kraft und Präsentationszeit konstant.

II. Die Vergleichung der Reaktionszeiten und der Nachkrümmungswinkel bei Reizung in verschiedenen Stellungen muss geschehen nach einer Reizung während der Präsentationszeit oder während Teile oder Multipla dieser.

III. Fittings Versuche über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes für Geotropismus sind nicht beweisend.

IV. Die Perzeption des Schwerkraftreizes ist nicht derjenigen des Lichtreizes gleich zu stellen.

V. Nichts deutet darauf hin dass das gleiche Organ je nachdem der Schwerkraftreiz schwach oder stark ist, auf diesen positiv oder negativ reagieren kann.

VI. Wurzeln, die mittels Kalialaun entstärkt worden sind, können sich, wiewohl sie anscheinend durch die Entstärkung gelitten haben, in vielen Fällen dennoch geotropisch krümmen.

Zum Schlusse möchte ich meinem lieben Lehrer, Herrn Professor Went, meinen besten Dank aussprechen sowohl für die Freundlichkeit mit der er die Instrumente und die Lokalitäten seines Laboratoriums zu meiner Verfügung stellte, wie auch für seine fortwährende Anregung und Hilfe.

LITERATURANGABE.

Fr. M. Andrews. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf den Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1902.

H. Bach. Ueber die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Aussenbedingungen, Jahrb., f. wiss. Botan., Bd. XLIV, 1907.

A. Bateson and F. Darwin. On a method of studying geotropism, Annals of Botany, Vol. II, 1888.

A. H. Blaauw. Onderzoekingen omtrent de betrekking tusschen lichtsterkte en belichtingstijd bij phototropische krommingen van kiemplantjes van *Avena sativa*. Zittingsverslag van de K. Akad. van Wet., Amsterdam, Sept. 1908.

A. H. Blaauw. Die Perzeption des Lichtes, Recueil des Travaux botaniques Néerlandais, Vol. V. 1909.

F. F. Blackman. Optima and limiting factors, Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.

J. Brunchorst. Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. II, 1884.

K. Brzobohaty. Ueber den Einfluss der Richtung der Pflanzenorgane auf die Grösse der geotropischen Reizung, Bot. Zentralbl., Bd. 90, 1902.

J. Buder. Untersuchungen zur Statolithenhypothese. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXVI, 1908.

Th. Ciesielski. Untersuchungen über die Abwärtskrümmungen der Wurzeln, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, Heft 2, 1875.

F. Czapek. Untersuchungen über Geotropismus, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895.

F. Czapek. Ueber Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1e Abth., Bd. CIV, 1895.

F. Czapek. Ueber die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzentheile, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1e Abt., Bd. CIV, 1895.

F. Czapek. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898.

F. Czapek. Ueber den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900.

F. Czapek. Ueber den Vorgang der geotropischen Reizperzeption in der Wurzelspitze, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XIX, 1901.

F. Czapek. Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLIII, 1906.

Ch. and F. Darwin. The power of movements in plants, London, 1880.

F. Darwin. On geotropism and the localisation of the sensitive region, Annals of Botany, Vol. XIII, 1899.

F. Darwin and D. F. M. Pertz. On the artificial production of rhythm in plants, Annals of Botany, Vol. VI, 1892 und Vol. XVII, 1903.

F. Darwin and D. F. M. Pertz. Notes on the statolith-theory of geotropism, Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. 73, 1904.

W. Detmer. Das pflanzenphysiologische Praktikum, Jena, 1895, 2e Aufl.

H. Dutrochet. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Paris. 1837.

W. Engelmann. Ueber die Function der Otolithen, Zool. Anzeiger, Bd. X. 1887.

M. Fluri. Der Einfluss von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma, Flora, Bd. 99, 1908.

C. Firtsch. Zur Kenntnis der geotropischen Reizbarkeit der Wurzelspitze, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. II. 1884.

H. Fitting. Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905.

H. Fitting. Referat über A. H. Blaauw, Zeitschrift für Botanik, Bd. I, 1909.

P. Fröschel. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1e Abt., Bd. CXVII, 1908.

P. Fröschel. Ueber die Untersuchungen von A. H. Blaauw, betreffend die Beziehung zwischen Lichtintensität und Beleuchtungsdauer bei der phototropischen Krümmung von Keimlingen von Avena sativa, Oesterr. bot. Zeitschrift, Jahrg. 1909.

P. Fröschel. Ueber ein allgemeines reizphysiologisches Gesetz, Naturwissenschaftliche Wochenschrift, 1909, n°. 27.

P. Fröschel. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit II. Mitteilung Sitz. ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math- naturw. Kl., 1e Abt. B. CXVII, 1909.

W. F. Ganong. Botanical Gazette. B. XXIX, p. 136.

H. Ritter von Guttenberg. Ueber das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLV, 1908.

G. Haberlandt. Ueber die Perzeption des geotropischen Reizes, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XVIII, 1900.

G. Haberlandt. Ueber die Statolithenfunction der Stärkekörner, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XX, 1902.

G. Haberlandt. Zur Statolithentheorie des Geotropismus, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903.

G. Haberlandt. Bemerkungen zur Statolithentheorie, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLII, 1906.

G. Haberlandt. Ueber die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den Wurzeln, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLV, 1908.

Ph. van Harreveld. Die Unzulänglichkeit der heutigen Klinostaten für reizphysiologische Untersuchungen, Recueil des Travaux botaniques Néerlandais, Vol. III, 1907.

J. A. Haijnes. The angle of deviation from the normal vertical position at which stems show the strongest geotropic response, The American Naturalist, Bd. XXXIX, 1905.

P. Jensen. Ueber den Geotropismus niederer Organismen, Pflüger's Archiv, Bd. 53, 1893.

L. Jost. Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze, Biol. Zentralbl., Bd. XXII, 1902.

L. Jost. Referat über Richter, Darwin und Massart, Bot. Ztg., Bd. LXI, 1903, Spalte 23.

L. Jost. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena, 1906, 2e Auflage.

T. A. Knight. Ueber die Richtung der jungen Wurzel und des jungen Stengels bei der Keimung, Ostwald's Klassiker der exacten Wissen-

schaften, n°. 62, I., Philosophical Transactions, T. I, 1806.

J. Kuijper. De invloed van de temperatuur op de ademhaling van de hoogere planten, Zittingsverslag van de K. Akad. van Wet., Amsterdam, Sept. 1909.

J. Kuijper. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen, Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais Vol. VII 1910.

K. Linsbauer. Ueber Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln, Flora, Bd. 97, 1907.

K. Linsbauer und V. Vouk. Zur Kenntnis des Heliotropismus der Wurzeln, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXVII, 1909.

D. F. Mac Dougal. The curvature of roots, Botanical Gazette, Bd. 23, 1897.

A. Maillefer. Etude sur le géotropisme, Bulletin de la soc.vaudoise des Sc. nat., 5e S., Vol. XLV, juin 1909, n°. 166.

J. Massart. Sur l'irritabilité des plantes supérieures, Acad. roy. de Belgique, Bd. 62, 1902. Bruxelles.

N. Moisescu. Kleine Mitteilung über die Anwendung des horizontalen Mikroskopes zur Bestimmung der Reaktionszeit, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXIII, 1905.

D. M. Mottier. The effect of centrifugal force upon the cell, Annals of Botany, Vol. XIII, 1899.

B. Němec. Ueber die Art der Wahrnemung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, Ber. d. d. Bot. Ges. Bd. XVIII, 1900.

B. Němec. Ueber die Wahrnemung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901.

B. Němec. Ueber das Plagiotrop werden orthotroper Wurzeln, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XIX, 1901.

B. Němec. Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XX, 1902.

F. C. Newcombe. Klinostats and centrifuges for physiological research, Botanical Gazette, Bd. 38, 1904.

F. C. Newcombe. Geotropic response at various angles of inclination, Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.

F. C. Newcombe. Gravitation sensitiveness not confined to apex of root, Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XXIV, 1908.

F. Noll. Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen, Arb. des bot. Inst. i. Würzburg, Bd. III, Heft 4, 1888.

F. Noll. Ueber heterogene Induktion, Leipzig 1892.

F. Noll. Ueber Geotropismus, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, 1900.

F. Noll. Zur Controverse über den Geotropismus, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XX, 1902.

F. Oltmanns. Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen, Flora, Bd. 75, 1892.

W. J. V. Osterhout. On physiological balanced solutions, Bot. Gazette, Bd. 44, 1907.

W. J. V. Osterhout. Die Schutzwirkung des Natriums, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 46, 1908.

W. J. V. Osterhout. On similiarity in the behaviour of Sodium and Potassium, Bot. Gazette, Bd. 48, 1909.

C. J. Pekelharing. Onderzoekingen omtrent de betrekking tusschen praesentatietijd en grootte van den prikkel bij geotropische krommingen, Zittings verslag van de K. Akad. van Wet., Amsterdam, Mei 1909.

D. F. M. Pertz. On the gravitation stimulus in relation to position, Annals of Botany, Vol. XIII, 1899.

D. F. M. Pertz. The position of maximum geotropic stimulation, Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.

W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie II, 1e Aufl., 1881.

W. Pfeffer. Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, Abh. der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Ges. der Wiss., Bd. XX, III, 1893.

W. Pfeffer. Die Reizbarkeit der Pflanzen, Verh. der Ges. d. Naturf. und Ärtze, 1893.

W. Pfeffer. Pflanzenphysiologie II, 2e Aufl., 1904.

A. Piccard. Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904.

W. Polowzow. Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen, Jena, 1909.

E. Pringsheim Jun., Ueber die Herstellung von Gelbfiltern und ihre Verwendung zu Versuchen mit lichtreizbaren Organismen, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXVII, 1908.

O. Richter. Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft, Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXI, 1903.

O. Richter. Ueber den Einfluss verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1e Abt., Bd. CXV, 1906.

O. Richter. Ueber das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVI, 1909.

W. Rothert. Die Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze, Flora, Bd. 79, 1894.

W. Rothert. Ueber Heliotropismus, Cohn's Beitrage zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, Heft I, 1896.

W. Rothert. Zur Frage über den Geotropismus der Wur-

zeln, Referat über Wachtel, Bot. Ztg., Bd. LVII, 1899.

W. Rothert. Das Verhalten der Pflanzen gegenüber dem Aluminium, Bot. Ztg., Bd. 64, 1906.

W. Rothert. Zur Frage über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel, Referat über Cholodnyj, Bot. Ztg., Bd. LXV, 1907.

G. J. E. Ruysch. Experimenten over otolithenverschuiving, Dissertation, Utrecht 1909.

J. Sachs. Hofmeister's Handbuch der physiol. Botanik. Bd. IV, 1865.

J. Sachs. Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln, Arb. des bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, Heft III, 1873.

J. Sachs. Lehrbuch der Botanik, Leipzig 1874, 4e Aufl.

J. Sachs. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1882.

R. Sammet. Unters. über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden, Jahrb. f. wiss, Botan., Bd. XLI, 1905.

A. F. W. Schimper. Unters. über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XVI, 1885.

F. Schwarz. Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübungen, Bd. I, Heft 1, 1881.

A. M. Smith. The application of the theory of limiting factors to growth-measurement, Annals of the roy. bot. Garden of Peradeniya, Vol. III, 1906.

G. E. Stone. Geotropic experiments, Bot. Gazette, Bd. 29, (Ganong).

M. F. Tondera. Sur l'influence du courant d'air sur les pousses en croissance, Bull. internat. de

l'Acad. des Sciences de Cracovie, Cl. d. sc. math. et nat., n°. 9, 1905.

H. DE VRIES. Ueber die inneren Vorgänge bei den Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe, Bot. Ztg., Bd. XXXVII, 1879.

F. A. F. C. WENT. Zittingsverslag van de K. Akad. van Wet,, Amsterdam, Sept. 1908, über Blaauw.

J. WIESNER. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl. 1e Abt., 1878.

J. WIESNER. Unters. über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln, Sitz. ber. d. Kais. Akad. der Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., 1e Abt., Bd. LXXXIX, 1884.

C. VAN WISSELINGH. Zur Physiologie der Spirogyrazelle, Beih. zum bot. Zentralbl., Bd. XXIV, 1909.

J. WORTMANN. Zur Kenntnis der Reizbewegungen, Bot. Ztg., Bd. XLV. 1887.

TAFELERKLÄRUNG.

TAFEL IV. *Präsentationszeiten für verschiedene Ablenkungswinkel.*

Auf der Abscisse sind die Ablenkungswinkel von der Vertikalen angegeben. Auf der Ordinate die zu jedem Winkel gehörige Präsentationszeit. Eine ausgezogene Linié verbindet die gefundenen Präsentationszeiten; eine punktierte Linié verbindet die, mittels dem Produktgesetz aus der gefundenen Präsentationszeit für 90°, berechneten Präsentationszeiten. Die Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den berechneten Werten ist evident.

TAFEL V. *Registrierung des Zentrifugalapparates.*

Die Wellenlinie ist geschrieben worden mittels einer Stimmgabel welche 25 Schwingungen in der Sekunde machte. Wenn der Apparat dreht bringt er am Schluss jeder Rotation den Zeiger, der die gerade Linie aufzeichnet, einen Augenblick von seinem Platz. Bei *A* wird der Apparat angesetzt; bei *B* ist die erste, bei *C* die zweite, bei *D* die dritte Rotation vollbracht. Man sieht dass die normale Geschwindigkeit bei *D* erreicht ist also nach $\frac{31}{25}$ Sekunden. Der zweite und dritte Streifen zeigen den regelmässigen Lauf des Apparates. Der unterste Streifen zeigt wie die Geschwindigkeit beim Absetzen vermindert. Bei *F* wurde die Bewegung unterbrochen; der Apparat machte danach noch zwei Drehungen, eine von *F* bis *G* und

eine von G bis H; dann wurde der Zeiger nicht mehr von seinem Platz gebracht. Für die letzten Drehungen brauchte er $\frac{30}{25}$ Sekunden. Man kann also sagen, dass der Apparat seine volle Geschwindigkeit in $1\,{}^1/_2$ Sekunden erreicht und sie wieder ganz verliert.

Tafel VI. Schematische Darstellung des Zentrifugalapparates zu der Beschreibung auf Seite 279 gehörig.

Tafel VII. Photographien des Zentrifugalapparates.
Oben in Benutzung mit vertikal gestellter Achse.
Unten in Benutzung mit horizontal gestellter Achse.

INHALT.

Seite.

Einleitung 240

TEIL I.

Über Präsentationszeit und Reaktionszeit 243

KAPITEL I.

Die Literatur 243
§ 1. Literaturübersicht 243
§ 2. Einige allgemeine Bemerkungen. Bachs Zahlen 251

KAPITEL II.

Versuche mit Schwerkraft 255
§ 3. Versuche mit *Avena sativa*. 255
§ 4. Versuche mit *Lepidium sativum*. 275

KAPITEL. III.

Versuche mit dem Zentrifugalapparat 279
§ 5. Apparat und Methode. 279
§ 6. Versuche mit *Avena sativa*. 288
§ 7. Versuche mit *Lepidium sativum*. 291

KAPITEL IV.

Die Resultate der Versuche aus den vorigen Kapiteln 295
§ 8. Die Untersuchungen von Czapek, Fitting, Bach und Maillefer 295

Seite.

TEIL II.

Anwendungen des Produktgesetzes 311

KAPITEL V.

Über das Zusammenwirken von Licht-, Schwerkraft und Zentrifugalkraftreizen 313

§ 9. Das Zusammenwirken von Schwerkraft und Zentrifugalkraft. 313

§ 10. Das Zusammenwirken von Schwerkraft und Licht 315

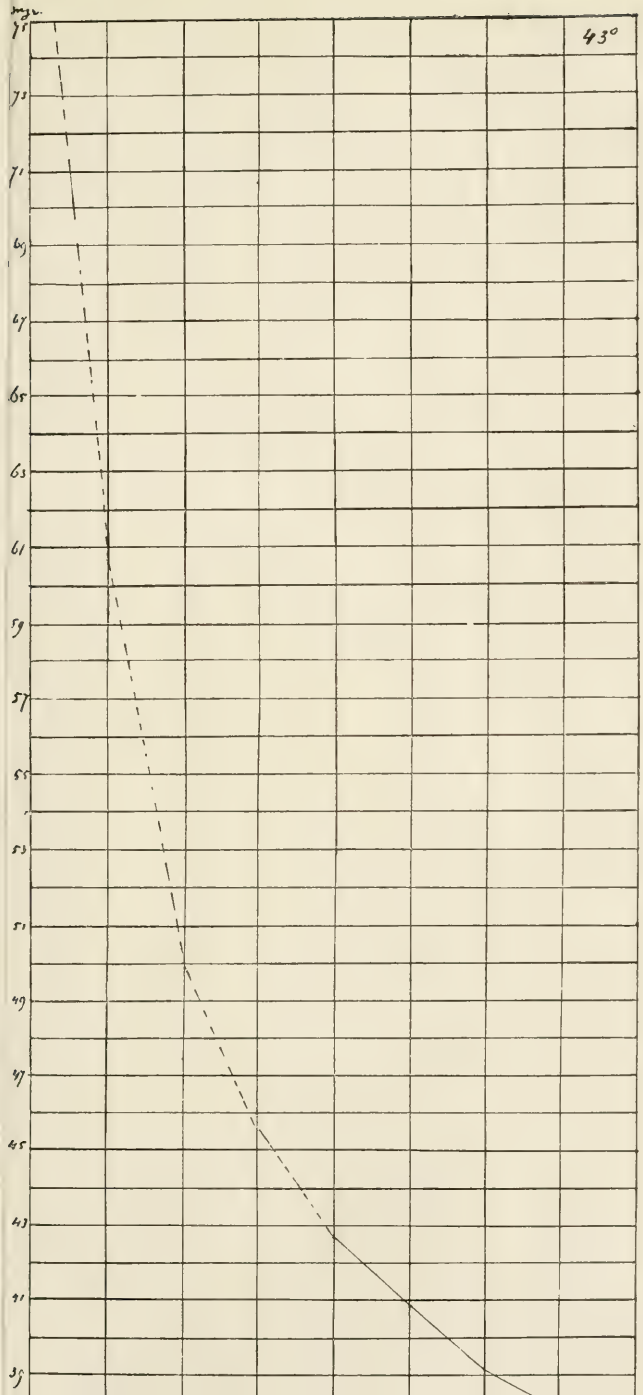
KAPITEL VI.

Uber die Perzeption des Schwerkraftreizes. 330

Übersicht der Resultate. 335

Literaturangabe. 336

Tafelerklärung 345


43°
75
73
71
69
67
65
63
61
59
57
55
53
51
49
47
45
43
41
39

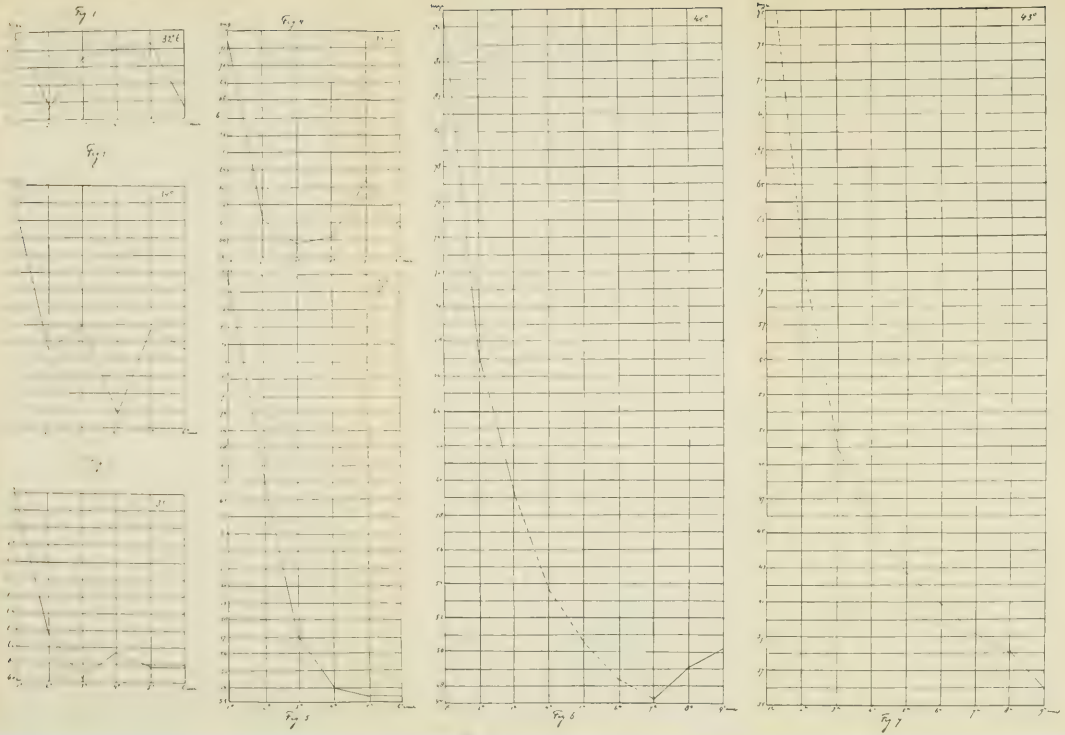
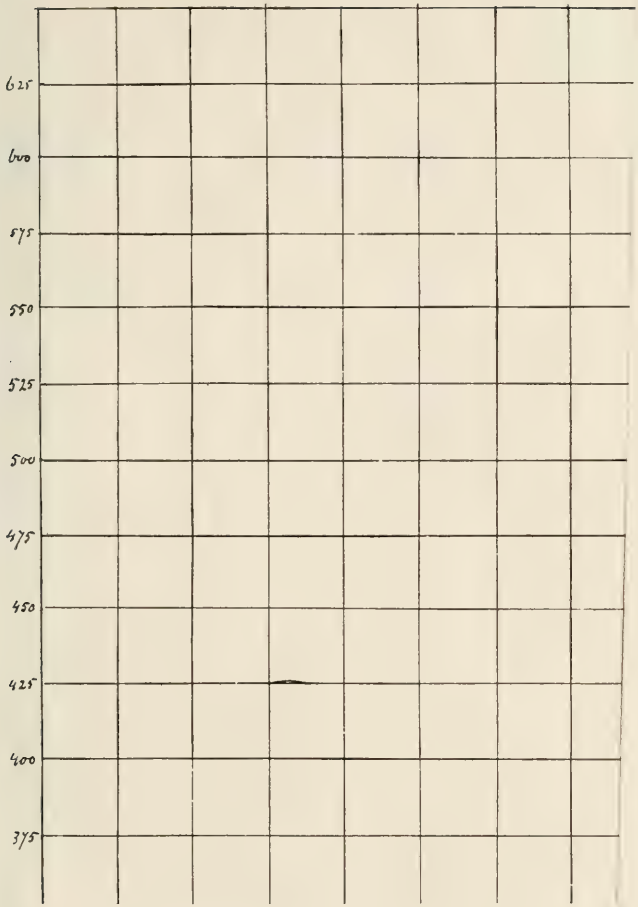
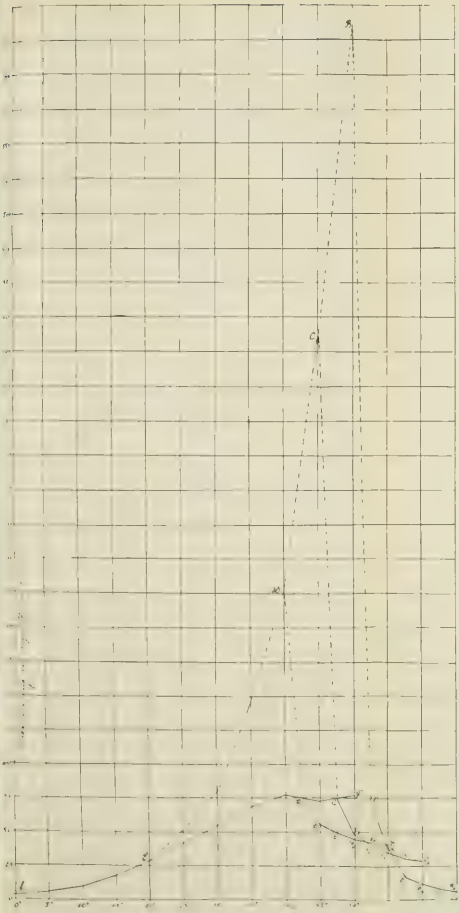
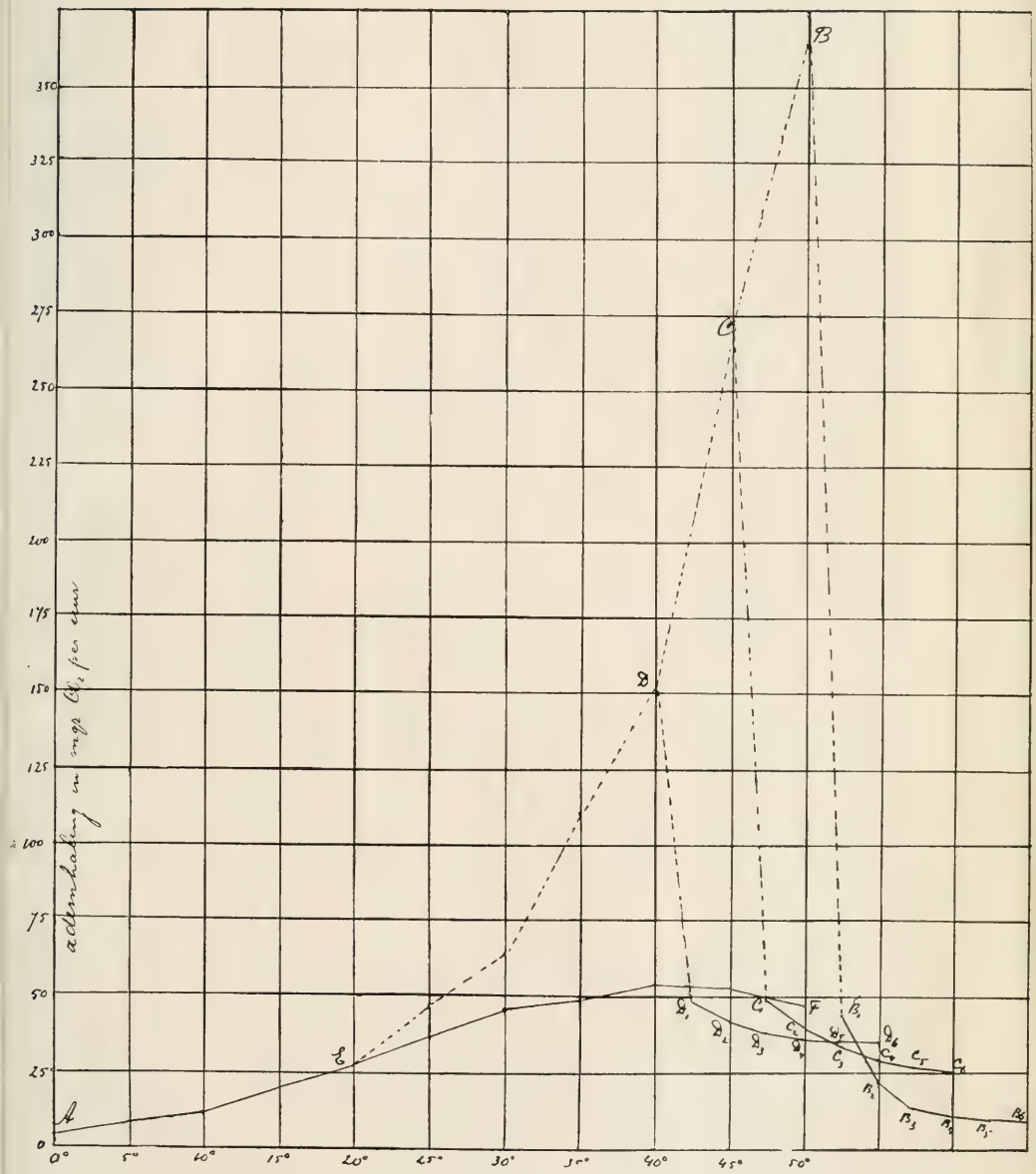
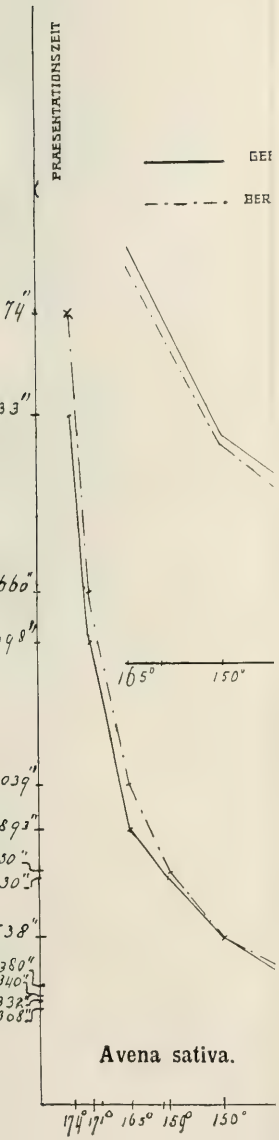


Fig 1
Fig 2
Fig 3
Fig 4
Fig 5
Fig 6
Fig 7

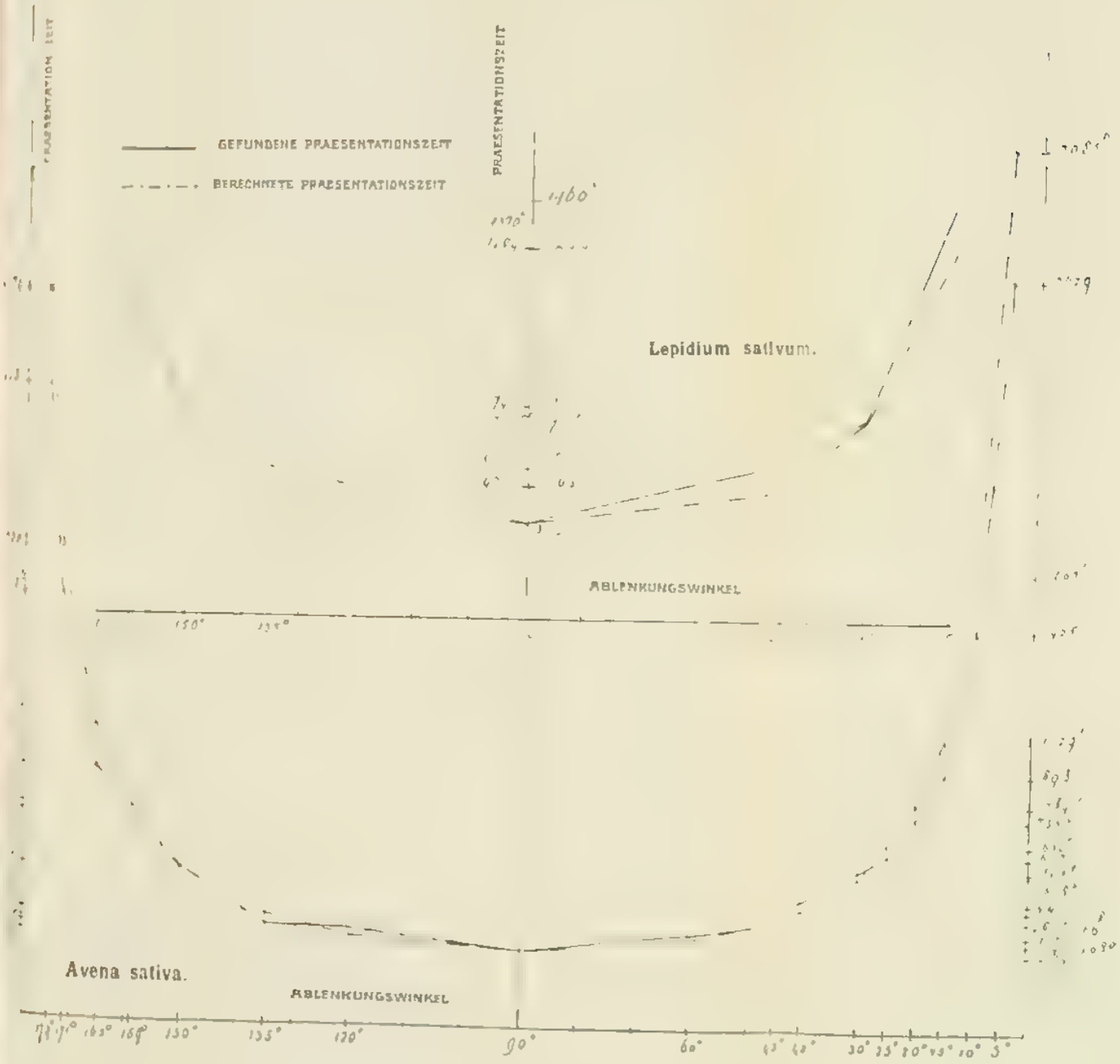

625
600
575
550
525
500
475
450
425
400
375

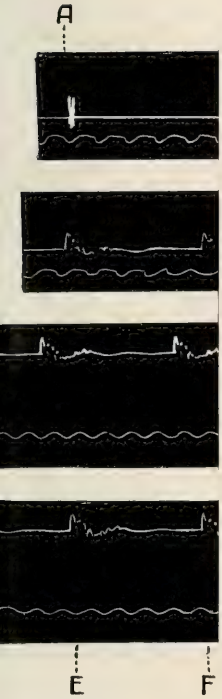


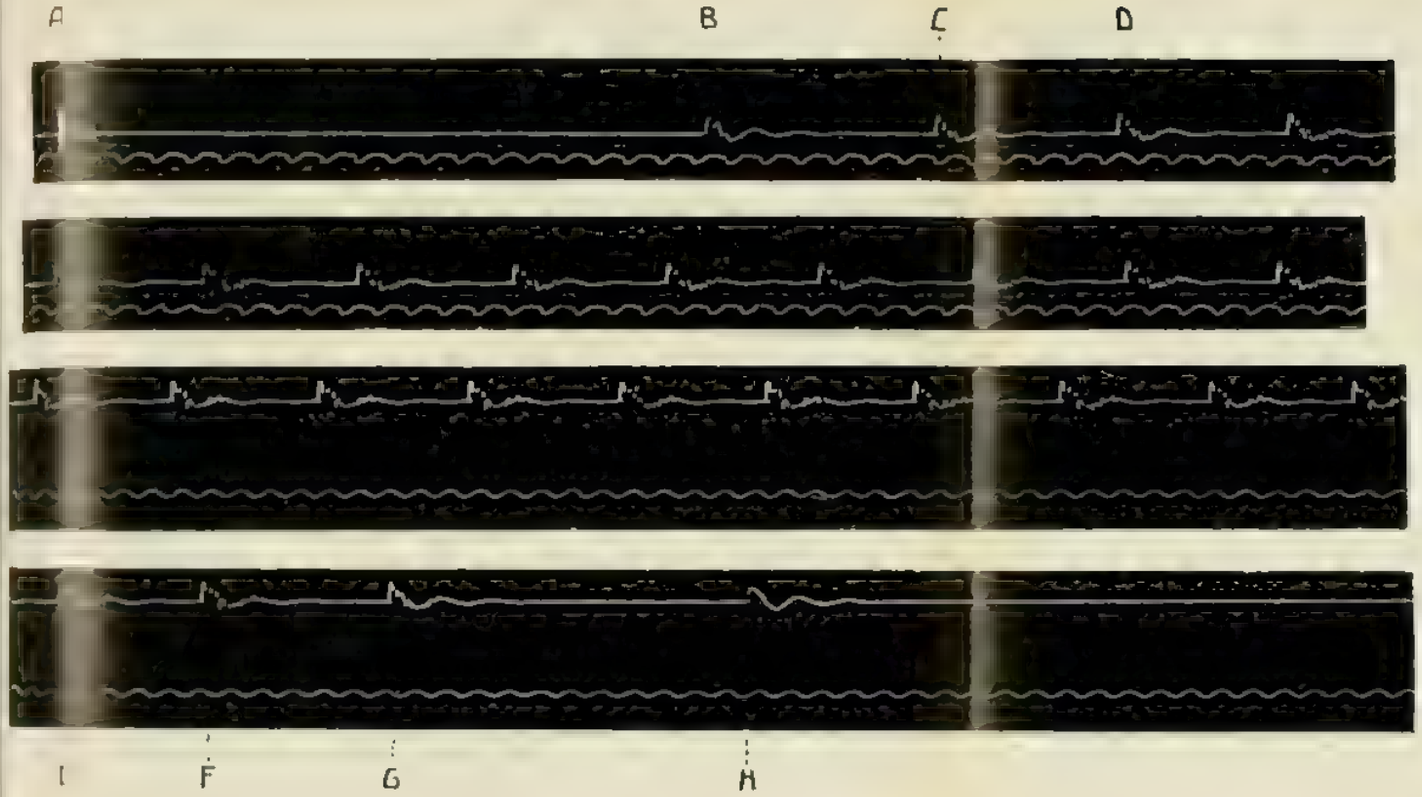

ademhaling in mgr CO_2 per uur
0
25
50
75
100
125
150
175
200
225
250
275
300
325
350
0°
5°
10°
15°
20°
25°
30°
35°
40°
45°
50°
A
B
C
D
E
F

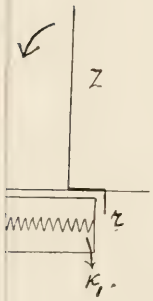


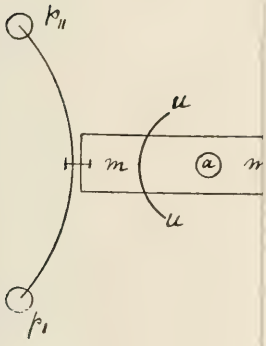
Avena sativa.

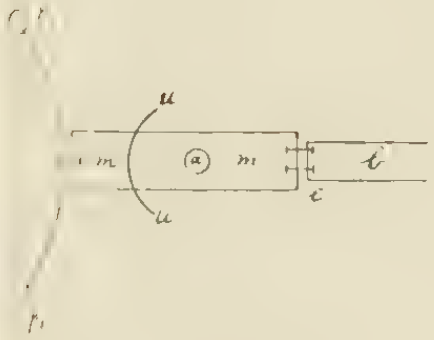

GEFUNDENE PRAESENTATIONSZEIT
BERECHNETE PRAESENTATIONSZEIT
PRAESENTATIONSZEIT
Lepidium sativum.
ABLENKUNGSWINKEL
Avena sativa.
ABLENKUNGSWINKEL
90°

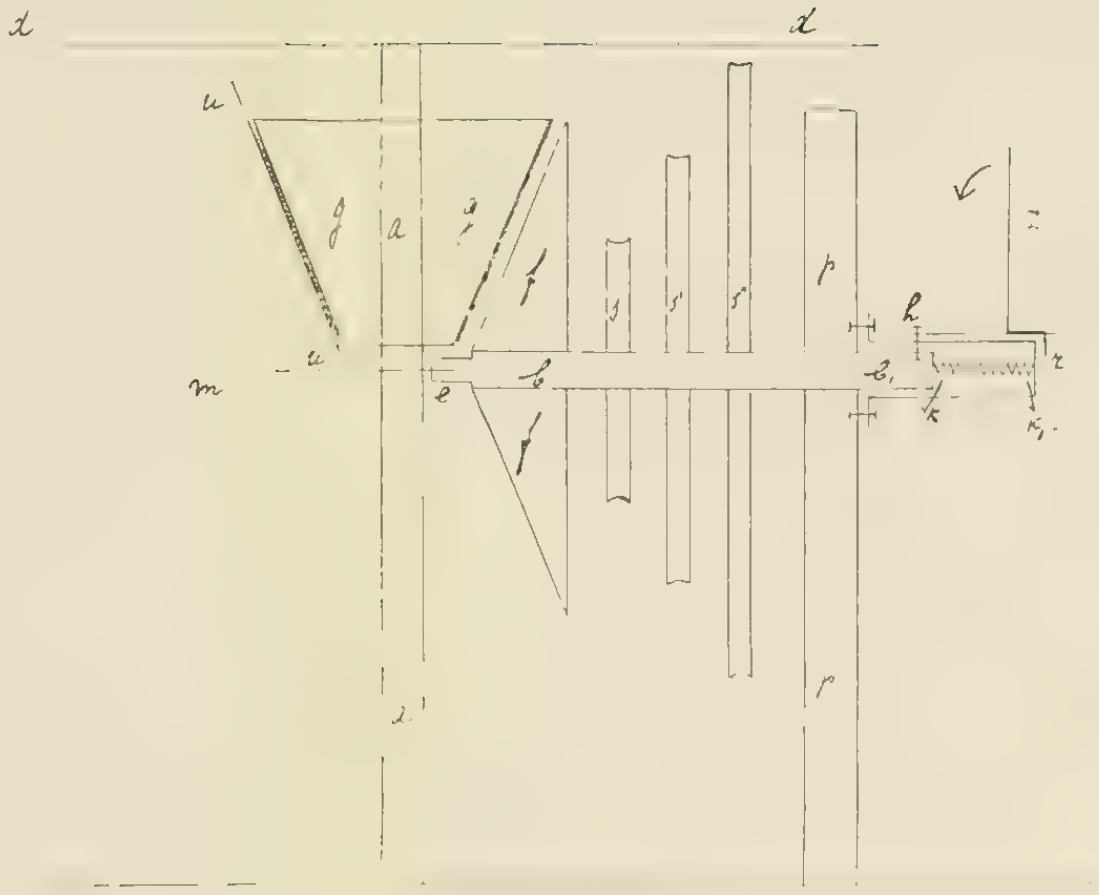

A
E
F

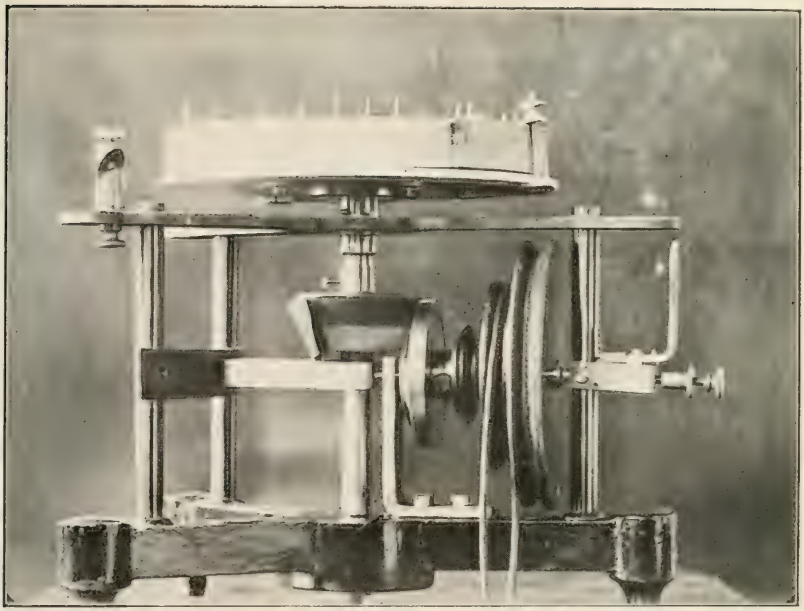

A
B
C
D
E
F
G
H

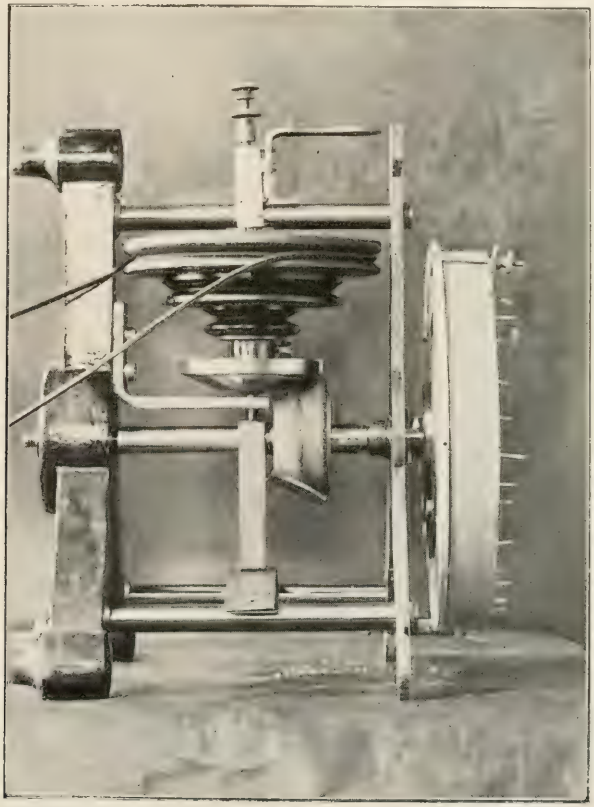

Z
r
k_1.


k_{11}
u
m
a
m
u
k_1


u
m
a
m
t
u
t


d
d
u
g
a
f
m
u
e
b
f
y
s
s
p
h
b
k
r
p





SOMMAIRE.

Articles:

TH. WEEVERS. Die physiologische Bedeutung einiger Glykoside. Fortsetzung 1

Dr. S. H. KOORDERS. Die Epacridaceae von Java 63

Dr. S. H. KOORDERS. Die Pandanaceae von Java. Versuch einer phytogeographischen und systematischen Revision der Pandanaceae von Java 70

Dr. J. A. LODEWIJKS Jr. Zur Mosaikkrankheit des Tabaks . . 107

J. KUIJPER. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Mit Tafel I, II, III. . . . 131

C. J. RUTTEN—PAKELHARING. Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Mit Tafel IV, V, VI und VII 241

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume VIII.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume VIII.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

SOMMAIRE.

Articles:

W. und J. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Beiträge zur Kenntniss der Gallen von Java. 3. Ueber die Entwicklung und Anatomie einiger Markgallen und über Kallus. Mit Fig. 1—6 im Text und Fig. 7—22 auf Tafel I 1

J. A. Honing. Das β-Xantophyll als Blütenfarbstoff in der Gattung *Oenothera*. Mit Tafel II 57

J. A. Honing. Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und Samen. Mit 2 Figuren im Text 65

F. Weehuizen. Über indoloide Düfte 97

M. Nieuwenhuis — von Uexküll-Güldenband. Die Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten bei den *Kompositen*. Mit 23 Figuren im Text 108

Sara Rombach. Die Entwicklung der Samenknospe bei den *Crassulaceen*. Mit 10 Figuren im Text. 182

Tine Tammes. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit Tafel III bis V 201

Th. Weevers. Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze 289

H. H. Janssonius und J. W. Moll. Der anatomische Bau des Holzes der Pfropfhybride *Cytisus Adami* und ihrer Komponente. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit 6 Figuren im Text 333

Tine Tammes. Notiz über das Vorkommen von Dipsacan bei den *Dipsaceae*. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen 369

J. Kuyper. Eine *Hevea*blattkrankheit in Surinam. Mit Tafel VI und VII 371

Index alphabétique par R. de Boer 381

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume VIII. Livraison I.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume VIII. Livraison I.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

Le Comité de rédaction de la Société botanique Néerlandaise rend un respectueux hommage à la mémoire de son secrétaire

Dr. WILLIAM BURCK,

décédé à Leyde, le 25 Septembre 1910,

dont les bons soins et la grande activité ont assuré la publication d'une série de volumes du présent Recueil. Sa mort est une perte sensible, non seulement pour la science, mais aussi pour la Société botanique Néerlandaise.

SOMMAIRE.

Articles:

W. und J. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Beiträge zur Kenntniss der Gallen von Java. 3. Ueber die Entwicklung und Anatomie einiger Markgallen und über Kallus. Mit Fig. 1—6 im Text und Fig. 7—22 auf Tafel I 1

Dr. J. A. Honing. Das β-Xantophyll als Blütenfarbstoff in der Gattung *Oenothera* 57

Dr. J. A. Honing. Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und Samen 65

Beiträge zur Kenntniss der Gallen von Java.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

3. Ueber die Entwicklung und Anatomie einiger Markgallen und über Kallus

von

W. und J. DOCTERS VAN LEEUWEN—REIJNVAAN.
Samarang—Java.

(Mit Figur 1—6 im Text und Figur 7—22 auf Tafel I).

Einleitung.

Nur sehr wenige Untersucher haben über die Anatomie der echten Markgallen gearbeitet, und es bestehen über die Entwicklung derselben nur einzelne Mitteilungen. Sehr ausführlich hat Beyerinck [1]) die Entwicklung der von einer Cynipide an Hieracium-Arten gebildeten Markgalle beschrieben und weiter hat Skrzipietz [2]) über die Anatomie dieser interressanten Galle gearbeitet. Von Hieronymus [3]), von Vayssière und Gerber [4]), und in letz-

---

1) M. W. Beyerinck. Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam, 1882. Die Hieraciumgalle. Seite 45. und flg.

2) P. Skrzipietz. Die Aulax-Gallen auf Hieracium-Arten. Inaugural-Dissertation. Breslau. 1900.

3) G. Hieronymus. Beiträge zur Kenntniss der Europäischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben Ergänzungsheft z. 68 Jahr. Bericht d. Schlesischen Gesellsch. f. vaterl. Cultur. Breslau, 1890. S. 49 u. f.

4) Vayssière et Gerber. Recherches cécidologiques sur Cissus albidus L. et C. salvifolius L. croissant aux environs de Marseille. Ann. d. l. Faculté d. Sc. d. Marseille, 1902.

ter Zeit auch von uns selbst [1]) sind einige Markgallen untersucht worden. Houard [2]) speziell, hat sehr viele dieser in einigen Arbeiten beschrieben.

Bis jetzt haben wir auf Java noch wenige Markgallen gefunden, unter diesen waren aber einige interressante Formen. Wir wollen in den folgenden Seiten einige Gallen getrennt behandeln und dann am Ende eine Uebersicht der erhaltenen Resultate geben.

1) W. und J. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Ueber die Anatomie und die Entwicklung einiger Isosomagallen auf Triticumarten. Marcellia Vol. 6, 1907. Seite 68 u. f.

Idem. Kleinere Cecidologische Mitteilungen. 1. Eine von der Sesiide, Aegeria uniformis an Commelina gebildete Stengelgalle. Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. 1910.

2) C. Houard. Recherches anatomiques sur les Galles de Tiges. Pleurocécidies, Bull. scient. d. l. France et de l. Belgique. Vol. 38, 1903. S. 140.

Idem. Acrocécidies. Annales d. Sc. natur. 8. Série, 1904. S. 289.

I. Die von einer Fliege auf Stephania discolor Spreng. gebildeten Stengel- und Blattstielgallen.

A. Beschreibung der Galle.

Diese Galle, welche wir in grosser Zahl in der Umgebung von Soerakarta und neuerdings auch unweit Samarangs gefunden haben, ist schon in unsrem ersten Beitrag zur Kenntniss der Gallen von Java [1]) beschrieben worden. Dort findet man auch eine Zeichnung dieser Stengelgalle.

Deutlichkeitshalber fügen wir hier noch einmal eine Beschreibung und eine Zeichnung (Figur 9) der Galle bei. Diese Gallen entstehen sowohl auf den Stengeln als auch auf den Blattstielen; beide haben dieselbe Form, allein die Stengelgallen sind etwas grösser als die anderen. Die infizierten Teile sind zu ungefähr 5 mm. dicken und etwa 20 mm. langen zylinderförmigen Gebilden angeschwollen, welche über ihre grösste Länge fast gleichmässig dick sind und an ihren beiden Enden plötzlich in den normalen Stengel übergehen.

In der Jugend sind die Gallen nicht allein kleiner, sondern auch anders gefärbt. Sie sind dann zart und von grüner Farbe. Allmählig gehen sie ins bräunliche über und es bilden sich dann viele Lentizellen, wodurch sich an der Oberfläche der Galle Längsrisse bilden. Im Innern der Galle findet sich eine lange Larvenhöhle, welche von einer Dipterenlarve bewohnt wird. Zweimal haben wir diese

1) J. und W. Doct. van Leeuwen-Reijnvaan. Einige Gallen aus Java. Marcellia. Vol. 8. 1909. N. 22. Seite 34.

Galle in grosser Anzahl gefunden, aber es gelang uns nicht die darin lebenden Tiere gross zu züchten, weshalb wir sie sämtlich in Alkohol konservierten.

Die meisten bis jetzt in dieser Hinsicht untersuchten Gallenfliegen legen ihre Eier auf die Oberfläche der Pflanzenteile; die aus diesen Eiern ausschlüpfenden Larven fressen sich bald in die Gewebe hinein. Die Eier der Fliegen haben wir bis jetzt noch nicht gefunden, den Bohrkanal, welchen die Larve gebildet hat, findet man aber sehr leicht, da oberhalb der Galle deutlich die Überreste eines nachher wieder geschlossenen Kanales sichtbar sind.

Dieser Kanal führt von der Oberseite der Gallenkammer nach oben und dann nach aussen. Der Kanal selbst ist verschwunden; ist aber an den gebräunten Zellen bequem wieder zu erkennen. Die Kammer liegt im Mark, aber etwas exzentrisch. Die Galle ist nach allen Seiten gleich stark ausgewachsen, und besitzt, wie Houard[1]) das schon bei vielen Markgallen gefunden hat, eine Symmetrieachse. Die Liegung der Kammer ist für die Entstehung einer regelmässig um einer Achse gebildeten Galle nicht von soviel Bedeutung, wie der Bau des Stengels in dem Moment, wo der Gallenreiz anfängt zu arbeiten, wie wir das am Ende dieses Artikels noch näher erklären werden.

Nach dieser kurzen Einleitung können wir mit der Anatomie und Entwicklung der Galle anfangen.

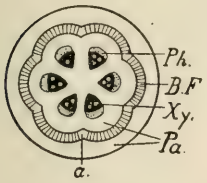
B. Anatomie und Entwicklung.

Die beiden Organe, die in Gallen umgewandelt werden können, d. h. Stengel und Blattstiel, haben im Wesentlichen gleichen Bau. Es ist darum klar, dass die Anatomie der Stengelgallen von der der Blattstielgallen nicht nennens-

---

1) C. Houard. Bech. anat. s. l. galles des Tiges. Pleurocécidies. Bull. sc. d. l. France et de la Belgique. Vol 38. 1903. S. 402. u. f.

wert verschieden ist. Da die Zeichnungen sich zufälligerweise am leichtesten nach Präparaten von Blattstielen anfertigen liessen, wählten wir diese für die Beschreibung des normalen und abnormalen Zustandes.



Figur 1. Durchschnitt eines normalen jungen Stengels von *Stephania discolor* × 20.
a. = Stelle der Bastfaserscheide, welche aus grösseren, weniger verholzten Elementen besteht, als die übrigen Teile.
Pa. = Parenchym.
Xy. = Xylem.
B.F. = Bastfaser.
Ph. = Phloem.

In Figur 1 haben wir einen Querschnitt eines normalen jungen Blattstieles gezeichnet. Das Mark besteht aus gewöhnlichen nicht besonders grossen runden Zellen. Um dieses herum liegen die 6 oder 7 Gefässbündel, die normalen Bau haben, mit einem kleinen dem Marke zugewandten Xylem-teil und einem nach aussen gerichteten Phloem. Im Xylem, das noch wenig verholzt ist, liegen nur einige grössere Gefässe, die von kleineren Holzelementen umgeben sind. Das Phloem ist besonders grosszellig und enthält undeutliche Kambiformzellen. Die Gefässbündel sind durch 5-7 Zellen breite Markstrahlen von einander getrennt.

Ausserhalb des Gefässbündelkreises liegt das Rindenparenchym (Figur 1 *Pa*). Hierin unterscheidet man ein eigentümlich gebildetes Sklerenchymband (B. F.). Dieses Band, welches 5 Zellen dick ist, teilt die Rinde in ein inneres und ein äusseres Parenchym, welche beide ungefähr gleich stark sind. Das Band ist volkommen geschlossen, bildet aber keinen regelmässigen Kreis, sondern ist über jede Phloemgruppe bogenförmig gewölbt.

Je zwei Bogen erreichen einander in der Mitte jedes Markstrahles, und bilden dort zusammen einen dem Marke zugekehrten Zipfel (Figur 1 *a*). Die Sclerenchymfasern des Bandes sind schon gut ausgebildet und ihre Wände sind

bereits verholzt. Die Fasern der bogenförmigen Teile sind englümig und stärker verholzt als die, welche die Zipfel bilden. Diese Elemente sind grösser und weitlümiger und enthalten noch lange Zeit Stärkekörner, nachdem die übrigen Fasern schon stark verholzt sind. Es ist deutlich, dass das Bastfaserband an diesen Stellen viel weniger widerstandsfähig ist, als in den bogenförmigen Teilen. Dieses ist von grosser Bedeutung für die Bildung der Galle, wie wir nachher sehen werden.

Wie schon gesagt, schliesst der Bastfaserring nicht an den Gefässbündeln an, sondern beide werden durch ein parenchymatisches Gewebe von einander getrennt. Dieses Parenchym ist in den jungen Stielen noch gut entwickelt und grosszellig. Das ausserhalb des Bastringes gelegene Rindenparenchym ist von gewöhnlichem Bau ohne kollenchymatische Verdickungen. Eine Epidermis mit kutinisierter Aussenwand bildet die äusserste Schicht des Querschnittes.

Bei der weiteren Ausbildung des Blattsticles finden noch einige Veränderungen statt. Zuerst sei aber bemerkt, dass die Stiele nicht sehr dick werden und dass auch die Stengel nie einen grossen Querschnitt erreichen; der älteste Stengel, den wir finden konnten, war nur 2½ mm. dick, weil aber keine bedeutende Veränderungen auftreten, haben wir der Beschreibung keine Abbildung beigefügt.

Die primären Gefässbündel sind ganz deutlich von einander getrennt. Sekundäre Gefässbündel entstehen nicht, sodass auch kein geschlossener Holzring gebildet wird. In den Gefässbündeln hat Dickenwachstum stattgefunden. Zwischen Phloem und Xylem ist ein Kambium entstanden und hieraus werden sekundäre Gewebe gebildet. Das neugebildete Holz wird allmählig etwas breiter, es enthält viele besonders grosse, weitlümige Gefässe, wie diese allgemein in den Stengeln von Kletterpflanzen gefunden

werden. Das sekundäre Phloem ist ebenso gebaut, wie das primäre. Dieses letztere ist nach aussen gedrungen, wobei seine Elemente schliesslich sehr stark zusammengedrückt werden.

Das innere Rindenparenchym, das hauptsächlich zwischen den Phloemgruppen und den Bastfaserkappen lag, und in dem jungen Stiel grosszellig war, ist durch das Auswachsen des Phloems ineinander gedrungen, sodass die Zellen desselben abgeflächt sind. Der Bastfaserring hat denselben Bau behalten und auch die Zahl der Schichten bleibt unverändert.

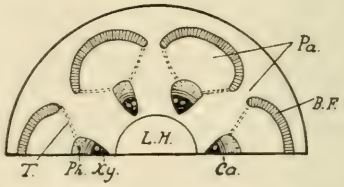
Auch das äussere Rindenparenchym ist dasselbe geblieben; Kollenchym ist nicht entstanden. Die kutinisierte Epidermis ist an einigen Stellen gespalten ohne dass Lentizellen gebildet werden. Dieses geschieht aber wohl an dem verdickten Teile am Fusse jedes Blattstieles und auch an den alten Stengeln. Die unter dieser Spalte gelegenen Zellen haben sich einige Male in radialer, aber zumal in tangentieller Richtung geteilt. Die Epidermis ist dadurch etwas nach oben vorgewölbt worden. Auf diese Weise ist eine Lentizelle entstanden, die aber sehr klein bleibt (Figur 16). Niemals konnten wir grössere finden, auch an den ältesten Stengeln nicht; die neugebildeten Zellen unter der Epidermisspalte sind nicht stark abgerundet und bedeutende Interzellularen entstehen denn auch nicht.

Der Bau des Stengels weicht nur insofern von obenstehender Beschreibung des Blattstieles ab, dass die Zahl der Gefässbündel etwas grösser ist, meistens findet man ihrer zehn. Das Dickenwachstum ist stärker als in den Blattstielen, aber ein geschlossener Holzring wird ebensowenig gebildet; es sind immer nur die deutlich von einander geschiedenen primären Gefässbündel zu finden.

Für die Beschreibung der Galle wollen wir zuerst ein junges Exemplar nehmen, wobei der angeschwollene Teil

des Blattstieles eine Dicke von 1 mm. erreicht hat, während ein normaler Stiel von demselben Alter nur ½ mm. dick ist. In Figur 2 ist die Hälfte des Querschnittes einer solchen Galle schematisch wiedergegeben.

Eine kleine Larvenkammer liegt im Zentrum der Galle, und es wurde das Mark fast ganz von der Larve verzehrt. Um diesen zentralen Teil, dessen Durchmesser zweimal so gross ist, als der des Markes eines normalen Stieles, liegen wieder die sechs Gefässbündel. Der Kreis, den diese bilden, ist auch ungefähr zweimal so gross geworden. Die Gefässbündel selbst sind wenig verändert, während die Markstrahlen viel breiter geworden sind. Diese Vergrösserung entsteht nur durch Zellvergrösserung, denn wenn man die Zellen zählt, die in einer Reihe zwischen zwei neben einander gelegenen Gefässbündel liegen, so findet man 5—7 im normalen, sowie im geschwollenen Stiel; die Zellen sind aber im letztere Fall viel grösser. Auch die Zellen des Markes, welche noch von der Larve verschont geblieben sind, sind grösser geworden.

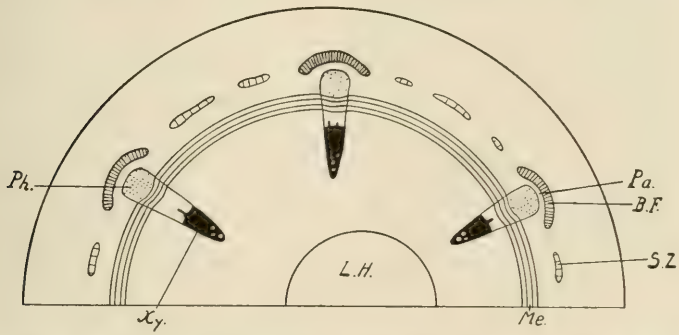


Figur 2. Durchschnitt einer sehr jungen Galle. × 20.

T. = **Meristematische Zellstreifen.**
Ph. = **Phloem.**
Xy. = **Xylem.**
L.H. = **Larvenhöhle.**
Ca. = **Kambium.**
B.F. = **Bastfasern.**
Pa. = **Parenchym.**

Die Gefässbündel haben wenige Veränderungen erlitten. Während im normalen Stiel in dieser Periode noch nichts von Kambium zu spüren war, war dieses bei der Galle schon entstanden (Figur 2 *Ca*). Daraus haben sich viele kleine zartwandige Zellen entwickelt. Bis jetzt ist dies fast die einzige Vermehrung von Zellen, welche bei der

Gallenbildung aufgetreten ist. Auch die Rinde (Pa) ist breiter geworden und dabei ist es besonders das innere



Figur 3. Querschnitt einer Galle, etwas älter als die der Figur 2. × 20.

Ph. = Phloem.	*Xy.* = Xylem.
L.H. = Larvenhöhle.	*Me.* = Meristem.
S.Z. = Steinzellen.	*B.F.* = Bastfasern.
Pa. = Parenchym.	

Parenchym, dessen Zellen sich ausgedehnt haben. Die Zellen zwischen dem Phloem und den Bastfaserkappen sind sehr weitlümig geworden, ihre Anzahl ist dagegen unverändert geblieben.

Nur in denjenigen Zellen, welche die Markstrahlen begrenzen und zwischen der Ecke der Phloemgruppe und einem Zipfel des Bastfaserringes liegen (*T*) haben einige Teilungen stattgefunden. Es liegen dort immer in einer Reihe einige flache Zellen zwischen den übrigen runden Parenchymzellen. Der Bastfaserring ist bei der Dehnung der Gewebe in verschiedene Stücke zerbrochen. Die verholzten Fasern konnten ihren Durchmesser nicht vergrössern und man findet die bogenförmigen Teile des Ringes unverändert zurück.

Die Zipfel aber, deren Elemente nicht so stark verholzt und weitlümiger waren (Figur 1 *a*), sind einfach zerrissen.

Die verholzten Elemente schliessen dort nicht mehr an einander, sondern es ist eine Spalte dazwischen entstanden und die entstandenen Lücken sind von breiten, flachen Parenchymzellen gefüllt worden. So sieht man, dass die mit *B.F.* bezeichneten Gewebe keinen geschlossenen Ring mehr bilden, sondern in verschiedene bogenförmige Teile zerfallen sind.

Das äussere Rindenparenchym ist grosszelliger geworden, zeigt aber weiter noch keine Veränderungen. Ausser dem Auftreten von Kambium in den Gefässbündeln ist bis jetzt die Schwellung des Stieles also nur durch Zellvergrösserung verursacht.

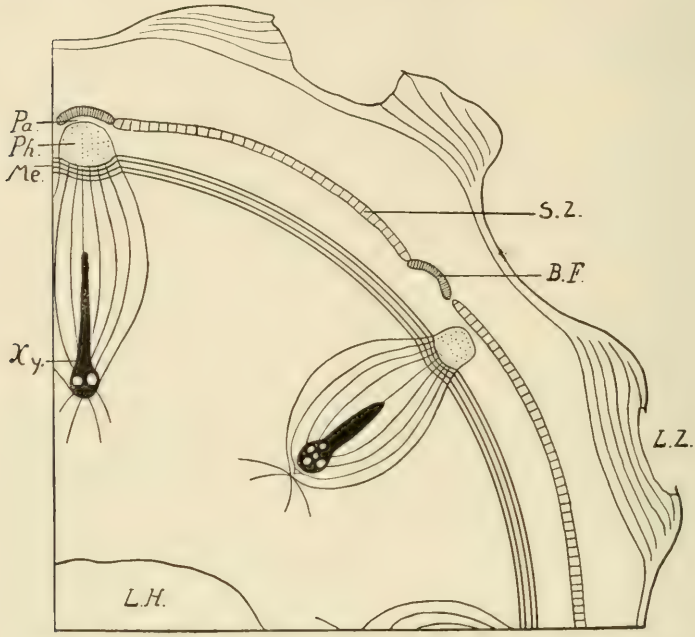
In noch jüngeren Gallen sind all diese Veränderungen schon ein wenig sichtbar. Es zeigt sich in diesem Stadium die interressante Tatsache, dass durch die Spannung der inneren Gewebe die Bastfaserscheide gebrochen wird und auf regelmässige Abstände Spalten entstehen, gerade an den Stellen, wo die Scheide am schwächsten gebaut war, (also bei *a* in Figur 1). Diese Spalten werden, wie wir schon gesehen haben, bald von den wachsenden Parenchymzellen wieder ausgefüllt.

Betrachten wir jetzt einen Querschnitt einer älteren Galle, deren Durchmesser wieder zweimal so gross (2 mm.) geworden ist und der in Figur 3 schematisch wiedergegeben ist. Die Larvenhöhle ist etwas geräumiger geworden und liegt jetzt nicht mehr zentral, sondern immer etwas nach einer Seite, sie ist ziemlich unregelmässig von Form und wird von Parenchym umgeben, worin kein besonderes Nahrungsgewebe zu unterscheiden ist. Die Gefässbündel nehmen nur einen sehr kleinen Teil des Querschnittes ein. Die sechs Bündel liegen wieder in einem Kreise. Sie sind aber doch nicht breiter geworden und liegen denn auch fern von einander, in radialer Richtung dagegen sind sie sehr viel grösser geworden.

Das Kambium hat nach beiden Seiten reichliches Gewebe geliefert, zumal aber nach der Seite des Xylems. Von diesem letzteren ist aber nur ein Teil verholzt, der an dem primären Xylem anschliesst. (In der Figur schwarz angegeben). Der mittlere Teil des Gefässbündelschnittes wird durch ein dünnwandiges und meristematisches Gewebe eingenommen. Das neu entstandene Phloem ist normal gebaut. Die Gefässbündel sind von einander getrennt durch breite Strecken von Parenchymzellen.

Dadurch das ein Meristem entstanden ist, sind die Markstrahlen sehr breit geworden und hat darin auch eine grosse Zellenvermehrung stattgefunden. Dieses Meristem liegt überall ungefähr in derselben Höhe wie die Kambiumlagen in den Gefässbündeln und bildet zusammen mit diesen Kambien einen geschlossenen Kreis (Figur 3 *Me*). Daraus ist ein breites Band von ziemlich flachen, dünnwandigen Zellen entstanden; die mehr nach dem Zentrum gelegenen Zellen sind abgerundet und schliessen an die Markzellen an. Die Rinde ist viel stärker geworden und bei einer Vergleichung der Figur 3 mit Figur 2 stellt sich klar heraus, dass sich dabei das äussere Parenchym vergrössert hat. Das innere Parenchym (Figur 3 *Pa*) dagegen nimmt einen kleineren Raum ein. Seine Zellen sind durch die starke Vermehrung des Phloems abgeflacht und zusammengedrückt. Die bogenförmigen Bastfaserkappen sind unverändert geblieben, und nehmen ebenfalls nur einen kleinen Teil des Kreises ein. Sie sind durch Parenchym von einander getrennt. In diesem Parenchym haben sich aber Steinzellen (*S.Z.*) gebildet, welche in verschiedenen ziemlich unregelmässigen Gruppen liegen und zusammen mit den ursprünglichen Bastfaserkappen einen, zwar unterbrochenen, Kreis bilden. Diese Steinzellen haben verholzte, getüpfelte Wände. Ihr Lumen ist zumal in tangentieller Richtung viel grösser geworden, als das der

ursprünglichen Bastfasern; sie liegen in Gruppen neben einander und diese sind ein oder zwei Zellen dick.



Figur 4. Querschnitt einer erwachsenen Stengelgalle. × 20.

B.F. = Bastfasern.	*L.H.* = Larvenhöhle.
S.Z. = Steinzellen.	*Me.* = Meristem.
Pa. = Parenchym.	*Ph.* = Phloem.
Xy. = Xylem.	*L.Z.* = Lentizellen.

Figur 4 gibt ein Viertel eines Querschnittes einer erwachsenen Galle schematisch wieder. Von der excentrisch gelegenen Larvenkammer ist nur ein kleiner Teil zu sehen, (*L.H.*) und es ist ein Nahrungsgewebe nicht ausgebildet. Der grösste Teil des Querschnittes wird von Parenchym eingenommen. Darin liegen die sechs Gefässbundel. Im Xylem sind verhältnissmässig nur wenig verholzte Ele-

mente zu finden. Ausser einer, an dem primären Xylem anschliessenden Gruppe von Holzelementen, werden nur in der Mitte einige Reihen der Zellen verholzt, wodurch das Xylem die eigentümliche Form bekommt, die *Xy* in Figur 4 zeigt. Die anderen Zellen bleiben dünnwandig und es fällt dabei ihre regelmässige Lage in bogenförmigen Reihen auf, wodurch das ganze Gefässbündel eine Spindelform bekommt.

Das Phloem ist wieder etwas mehr entwickelt (*Ph*), zeigt aber nichts besonderes. Die Gefässbündel sind noch mehr auseinander gerückt als in dem Stadium, das Figur 3 darstellt, und in den zwischenliegenden Teilen ist das Meristem und das darunter entstandene Gewebe wieder stärker entwickelt (*Me*). Weil das Meristem zwischen den Gefässbündeln einen konzentrischen Kreis bildet, ist das Kambium in denselben immer nach dem Zentrum hin gebogen, was aus den Zeichungen 3 und 4 deutlich hervorgeht. Im Rindenparenchym ist endlich ein geschlossener Sklerenchymring gebildet, und zwar dadurch, dass immer mehr Parenchymzellen verholzt sind, sodass die ursprünglichen Bastfaserkappen durch ein ununterbrochenes Band von getüpfelten Elementen mit einander verbunden sind. Die ursprünglichen Bastfaserkappen sind aber immer sehr deutlich zu erkennen, indem sie aus viel kleineren Elementen zusammengestellt sind. Es kommt mehrere Male vor, dass die Bastfaserkappe nicht mehr genau über einer Phloemgruppe gelegen ist, sondern auf eine Seite derselben geschoben ist; auch bei der einen, in Figur 4, war das der Fall.

Schliesslich ist nun noch eine Besonderheit zu erwähnen, nämlich das Auftreten von grossen Lentizellen an den erwachsenen Gallen. Die braunen Längsrisse, die auf der Oberfläche entstehen, erscheinen in dem Querschnitt als normal ausgebildete Lentizellen. Wie Figur 4 zeigt liegen diese meistens genau in den Teilen des Umrisses, die

zwischen zwei Gefässbündel gelegen sind. Verschiedene Male aber finden sich in einem solchen Sektor zwei Lentizellen. Die über den Gefässbündeln gelegenen Teile zeigen denselben Bau, wie die äussere Rinde in den jüngeren Gallen und werden von einer einfachen, kutinisierten Epidermis überzogen. In Figur 17 zeigen wir eine Lentizelle aus einer Galle. Sie ist vollkommen übereinstimmend mit normalen Lentizellen, aus der Rinde vieler Pflanzen gebaut. Die äussersten Zellschichten sind ganz braun und werden wenn sie abgestorben sind, abgestossen. Darunter liegen verschiedene Zellenschichten, wovon die äusseren in der Mitte zerrissen, und deren Zellen abgeflacht und bräunlich gefärbt sind. Die innersten Schichten überdecken einen Luftraum, worin abgerundete Zellen ganz locker gelegen sind. Noch mehr nach innen liegen die Zellen in Reihen, diese sind weniger abgerundet, lassen aber deutliche, lange Luftspalten zwischen sich, welche die Luft aus der Umgebung mit der, welche in den Interzellularen des Rindenparenchyms sich befindet, in Verbindung bringt. Wie bei der Beschreibung der normalen Teile erwähnt worden ist, kommen auch an alten Stengeln und an den verdickten Blattstielfüssen Lentizellen vor; diese sind aber nur sehr klein und wenig entwickelt, wie Figur 16 zeigt, die bei derselben Vergrösserung gezeichnet ist wie Figur 17.

C. Resultate.

1. Die erste Schwellung der jungen Galle entsteht durch Vergrösserung der parenchymatischen Gewebezellen. Der Bastfaserring zerfällt dabei in verschiedene Stücke.

2. Bei der weiteren Entwicklung findet eine starke Vermehrung dieser Zellen statt, zumal in den Markstrahlen.

In den Gefässbündeln entsteht Kambium und in dem äusseren Teile der Markstrahlen ein Meristem. Die ursprüng lichen Bastfasergruppen werden durch ein Steinzellenband mit einander verbunden.

3. Auf der Oberfläche der erwachsenen Gallen entstehen grosse Lentizellen.

II. Eine von einem Schmetterlinge gebildete Markgalle auf Crotalaria Saltiana Andt.

A. Einleitung.

Diese Gallen bilden ungefähr 15 mm lange und 5 mm dicke spindelförmige Anschwellungen des Stengels, welche ziemlich unregelmässig sind, d. h. unten dicker als oben. Die Gallen haben in vielen Fällen dieselbe grüne Farbe, wie die jungen Zweige selbst, oder sie sind etwas gelblich; die älteren werden dagegen oft bräunlich. Ihre Oberfäche ist unregelmässig und zeigt manchmal Narben und kleine, braune Risse. Blätter oder verkümmerte Blütenzweige befinden sich oft noch auf der Galle. Wenn die Gallen fern von der Spitze des Stengels entstanden sind, haben sie nur geringen Einfluss auf das Leben der obenstehenden Teile; sitzen sie dagegen dicht bei der Spitze, so verkümmern diese Teile meistens ganz. Diese Galle wird von der Raupe einer Tortricide bewohnt. Herr Snellen aus Rotterdam war so freundlich diese noch nicht bekannte Species für uns zu determinieren und nannte sie Grapholita subrufillana. Obschon man die Gallen fast zu jeder Jahreszeit findet, sind sie doch am häufigsten in der Regenzeit; dieses hängt zusammen mit dem Leben der Pflanzen da diese wenigstens in Salatiga, die einzige Stelle, wo wir diese Gallen fanden, in der trockenen Zeit zum grössten Teile absterben um im Anfang des nassen Monsuns plötzlich an allen Stellen wieder auszutreiben.

Der Schmetterling ist eine kleine graubraune Tortricide,

welche tagsüber ruht; abends aber fliegt er herum und legt in dieser Zeit auch seine Eier. In Gefangenschaft wollten diese Tiere auf frische Zweige nur gelegentlich Eier ablegen. Diese Eier werden zwischen die jüngsten noch nicht entfalteten Blättchen, die noch dicht beisammen am Ende eines Zweiges sitzen, gelegt, sind aber doch von aussen mit einer guten Lupe, bequem zu sehen. Die Eier sind ungefähr 1 mm gross, und haben dieselbe Farbe, wie die zarten, jungen Blättchen.

Nach dem Ausschlüpfen findet man die Räupchen auf den Stengeln. Ob sie hierauf einige Zeit leben und dabei von den jungen Blättern fressen, haben wir nicht beobachten können. Nach einiger Zeit frisst die Raupe sich in einen jungen Stengel ein. Wir sahen eine von ungefähr 5 mm. Länge, welche an einem Stengel von ungefähr 3 mm. Dicke, die Achsel eines Blattes aufsuchte. In dieser Achsel begann sie ein Loch in den Stengel nach unten zu, auszufressen. Nachdem die Rinde und das Holz durchbohrt waren, suchte sie ihren Weg weiter in das Mark; von Zeit zu Zeit beförderte sie die abgebissenen Pflanzenteile durch das Loch nach aussen. Um diesen Kanal entwickelt sich die Galle. Wenn die Larve erwachsen ist, frisst sie sich einen Kanal nach oben und aussen, nur die Epidermis schonend. Der Schmetterling dringt dieses Epidermishäutchen vor dem Ausschlüpfen zur Seite.

Die jungen Raupen haben eine grün-gelbliche Farbe und dunklen Kopf, später werden sie mehr schmutzig grün, um endlich einige Zeit vor der Verpuppung rot zu werden. Die Puppe ist braunrot gefärbt. Sowohl von der Galle, als auch von der Raupe, der Puppe, und dem Schmetterling, findet man die Abbildungen in Marcellia [1]).

---

1) J. und W. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Einige Gallen aus Java. Marcellia, Vol. 8, 1909 No. 3.

B. Anatomie und Entwicklung.

Die Gallen entstehen an den jungen Zweigen. Diese haben einen ganz normalen Bau. In der Jugend liegen ungefähr 8 collaterale Gefässbündel in einem Kreis um das Mark herum; sie werden durch breite Markstrahlen von einander getrennt. Ueber jede Phloemgruppe liegt eine 2 oder 3 Zellen dicke Bastfaserkappe, welche aber noch nicht stark verholzt ist. Das Rindenparenchym ist normal ausgebildet. Später werden sekundäre Gefässbündel zwischen den primären angelegt. Das Parenchym in den interfascikulären Teilen (Markstrahlen) zeigt radialen Bau und alsbald werden die Elemente dieser Radien verholzt. Die ersten sekundären Gefässreihen werden also in der ersten Zeit durch Reihen dünnwandiger Parenchymzellen von einander getrennt. Später werden diese aber auch mehr und mehr verholzt und schliesslich ist ein ganz geschlossener Ring von Holzelementen gebildet. Das sekundäre Phloem wird in normaler Weise gebildet und schliesst sich bald an das primäre Phloem an. Die Sklerenchymelemente, welche kräftig entwikkelt sind, bilden aber nie einen geschlossenen Ring mit einander.

Die Stengel, welche die Raupen zum Eindringen wählen, zeigen nicht immer denselben Entwicklungsgrad. Oft werden solche aufgesucht, die noch so jung sind, dass nur ihre primären Gefässbündel ausgebildet sind, während die Verholzung in den interfascikulären Teilen erst eben angefangen hat. Obschon das interfascikuläre Holz schon angelegt ist, und das Gewebe deutlich radialen Bau zeigt, sind nur einige dieser Strahlen verholzt; dazwischen liegen noch dünnwandige Elemente. Der Gang, den die Larve macht, liegt ungefähr im Zentrum des Stengels. Er ist aber nicht ganz regelmässig. Das Mark ist grösstenteils verschwunden, sodass die Wand des Ganges durch die

innersten Elemente des Holzes gebildet wird. Stellenweise aber bleibt etwas Mark übrig. An anderen Stellen wieder, werden aber mehrere Stengelteile aufgefressen, und ist dann das Holz teilweise oder ganz verschwunden, sodass das Kambium freigelegt ist. Auch das Kambium selbst, sowie das Phloem können aufgefressen werden, sodass an diesen Stellen nur das Rindenparenchym übrig bleibt. Selbstverständlich geschieht dies nicht überall, denn sonst würde der Stengel keine Nahrungsstoffe mehr zuführen können, und der obere Teil, sammt der Galle würde zu Grunde gehen. Unter dem Einfluss der Raupe fängt der Stengel an, dicker zu werden. Dieses geschieht durch die Vermehrung seiner Elemente. Bei einem Stengel in dem eben beschriebenen Entwicklungsgrade, sieht man dieses am leichtesten im sekundären Xylem. Die noch unverholzten Elemente teilen sich bald und diese Zellen schieben dadurch die schon verholzten weiter auseinander. Auf diese Weise entstehen Gewebe von sehr dünnwandigen Zellen, die deutlich radialen Bau aufweisen. Auch im Kambium, Phloem und in der Rinde finden Teilungen statt und vermehren sich die dünnwandigen Elemente, sodass der Umriss des Stengels viel grösser wird.

Die Bastfasergruppe des normalen Stengels ist in den Gallen noch aufzufinden. Ihre Fasern sind aber nicht stärker verholzt. Öfters dahingegen sind diese mehr oder weniger reduziert. Auf Querschnitten sieht man dass ihre Wände zusammengefallen sind und zerfliessen. Wenn mit schwefelsaurem-Anilin gefärbt ist, so sieht man die gelbe Substanz unregelmässig zwischen den Rindenparenchymzellen und den Phloemelementen liegen.

Indessen ist im Innern des Stengels das Nahrungsgewebe für die Larve in besonderer Weise entstanden. Es bildet sich nämlich ein neues Gewebe, welches in den Kanal selbst hineinwächst. Die Zellen, welche den Larvengang

unmittelbar begrenzen, zum Beispiel die übrig gebliebenen Markzellen, bekommen braune Wände und sterben ab. Die Zellen ihrer nächsten Umgebung aber, wachsen aus. Sie verlängern sich nach der Seite des Larvenganges hin und bilden dann quer zu dieser Richtung neue Wände. An einigen Stellen wachsen Gruppen von diesen Zellen besonders aus und teilen sich noch mehrere Male. Auf diese Weise entstehen dort Wucherungen, welche in den Kanal hineinwachsen. Diese Wucherungen sind parenchymatisch und werden zu Pfropfen von echtem Kallusgewebe.

Diese Kalluspfropfen entstehen, bald aus Markzellen, bald aus allen anderen noch nicht verholzten Elementen des Stengels. Da wir auf diese Kallusbildung noch näher einzugehen haben, möge dieses hier genügen.

Das neue Gewebe ist ziemlich regelmässig gebaut; die Zellen liegen in Reihen, die sich im Kanal ein wenig fächerförmig ausbreiten. An der Aussenseite sind die Pfropfen weniger regelmässig gebaut; die Zellen sind dort mehr abgerundet. Dieses Gewebe, das über grössere oder kleinere Strecken in der Länge des Kanales auftritt, liefert die Nahrung für die Raupe. Das primäre Nahrungsgewebe, wie das z. B. bei den Cynipidengallen so reichlich entwickelt ist, kommt bei dieser Galle nicht zur Entwicklung. Die ersten Tage lebt die Raupe von den normalen Zellen des Stengels, später nur von den Kallusgeweben. Auch hierüber wollen wir am Ende noch ausführlicher sprechen. In älteren Gallen sind die verschiedenen Kalluswucherungen nun nicht mehr so deutlich getrennt von einander zu unterscheiden. Sie überwachsen an ihren Seiten die Wand des Bohrganges, bis sie die nächstliegenden Wucherungen berühren. An diesen Stellen legen sich die Gewebe fest an einander und können vollkommen verwachsen. Meistens aber bleibt eine Grenze sichtbar und auch sind die ursprünglichen Pfropfen wieder zu

erkennen an den regelmässigen in Reihen liegenden Zellen. Figur 5 gibt einen Querschnitt durch eine alte Galle, die vom Tiere schon längst verlassen war. Das Kallusgewebe hatte die ganze Höhle wieder ausgefüllt, die sechs ursprünglichen Wucherungen sind noch deutlich zu erkennen.

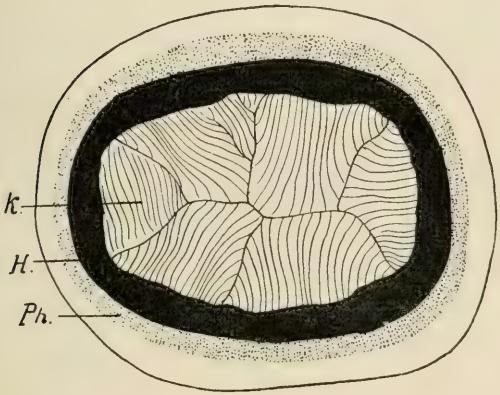


Fig. 5. Querschnitt (etwas schief geschnitten) einer alten *Crotalaria*-Galle, welche von dem Tier verlassen worden ist, und dessen Höhle von Kalluspfropfen gefüllt worden ist. × 6.
H. = Holz. *K.* = Kallus. *Ph.* = Phloem.

In vielen Fällen ist der Stengel beim Anfang der Infection etwas älter, die Gewebe sind dann schon weiter differenziert. Das sekundäre Xylem ist zum grössten Teile schon verholzt, aber es finden sich dennoch radiale Reihen von dünnwandigen Zellen mit gut entwickelten teilungsfähigen Kernen zwischen den Reihen von verholzten Elementen. Infolge des Gallenreizes, teilen sich in einem solchen Stengel die Zellen dieser dünnwandigen Reihen und bilden nach und nach ein kleinzelliges Gewebe, das die verholzten Teile auseinander dringt. In den ausgebildeten Gallen wechseln ziemlich gleich grosse Partien von dünnwandigen und verholzten Geweben mit einander ab. Zu gleicher Zeit vermehren sich an diesen Stellen auch die ausserhalb des Xylemringes

gelegenen Elemente. In der Larvenkammer bilden sich auch wieder Kalluspfropfen. Figur 6 gibt ein ziemlich junges Stadium einer solchen Galle wieder, das schwarz gezeichnete Xylem wird von nicht geschwärzten Strecken dünnwandiger Gewebe unterbrochen. Einige hiervon liefern die Kalluswucherungen. Schliesslich kann es auch vorkommen, dass eine Raupe in einen Stengel hineinfrisst, in dem schon ein geschlossener Holzring ausgebildet ist. Diese Stengel können dann auch Gallen bilden und dadurch wird wieder eine Vergrösserung des Durchschnittes durch die Entwicklung parenchymatischer Gewebe verursacht. Im jüngsten Stadium einer solchen Galle findet man, dass an einigen Stellen zwischen zwei Reihen von verholzten Elementen eine Reihe von zartwandigen Zellen gebildet ist. In diesen Zellen finden zunächst mehrere Teilungen statt, wodurch allmählig ein parenchymatisches Gewebe entsteht, das die Teile des Holzringes mehr und mehr trennt. Bald verholzen auch diese Zellen wieder. Auch in der Rinde entstehen in derselben Höhe dünnwandige Zellcomplexe, während nach der Larvenhöhle hin wieder saftige Wucherungen auswachsen. Dieses Kallusgewebe bildet sich nur an einigen (4—8) Stellen, aber es entstehen dann viel volumi-

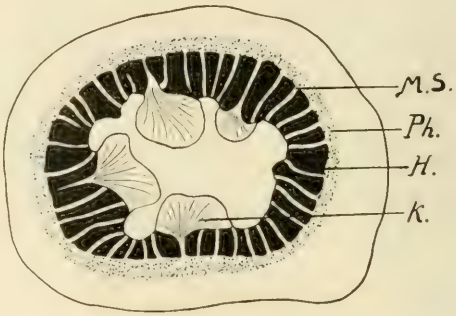


Fig. 6. Querschnitt einer jungen *Crotalaria*-Galle. × 6.
H. = Holz. *K.* = Kalluspfropfen.
M.S. = Markstrahlen. *Ph.* = Phloem.

nösere Wucherungen als in den jünger infizierten Stengeln.

Da die Kalluspfropfen nicht regelmässig auswachsen und auch die Raupe die Pfropfen nicht regelmässig abweidet, entstehen sehr unregelmässige Wucherungen; Querschnitte von alten Gallen geben dann auch komplizierte Bilder. Die Form der Larvenkammer ist dabei ebenso verschiedenartig.

Die neuentstandenen Gewebe im Innern der Gallen (die Kalluspfropfen) bleiben immer parenchymatisch und zeigen keine weitere Differentiationen. In der Rinde älterer Gallen treten aber oft neue Gefässbündel auf. Diese liegen ausserhalb der Reste der Sklerenchymfasergruppen und bestehen aus einer kleinen Gruppe von Holzelementen, die auf der Aussenseite von einer Kappe von Phloem umgeben sind. Meistens liegen einige solcher Gefässbündel dicht neben einander, während in anderen Teilen der Rinde solche nicht vorkommen. Auch können hier und dort in der Rinde Gruppen von Tracheiden entstehen.

C. Resultate.

1. Durch Vermehrung und Vergrösserung der dünnwandigen Elemente entsteht eine starke Schwellung des Stengels.

2. Die Nahrung für die Raupe wird durch Kallusgewebe geliefert, die von der Wand der Lärvenhöhle in diese hinein wachsen.

3. Diese Kalluspfropfen entstehen aus den von der Raupe freigelegten dünnwandigen Gewebezellen, also entweder aus Mark, Markstrahl-, oder Rindenelementen.

4. Wenn die Wand der Kammer von verholzten Zellen gebildet wird, dann können diese, namentlich Holzzellen, Holzfasern und Holzgefässe in Kallusgewebe übergehen.

5. Diese Kalluspfropfen zeigen keine weitere Differenzierung, sie bestehen aus kleinen, mit viel Plasma versehenen Zellen. Wenn die Raupe die Galle verlassen hat, können die Kallusgewebe die ganze Larvenhöhle wieder ausfüllen.

III. Über drei Ambrosia-Gallen, [1]) welche Anschwellungen bilden an den Stengelspitzen dreier verschiedener Cucurbitaceen. [2])

Diese drei Cucurbitaceen-gallen sind einander sehr ähnlich. Die Stengel sind über eine längere oder kürzere Strecke ziemlich stark geschwollen (Figur 12). Diese Schwellungen sind unregelmässig spindelförmig. Oft sind sie mehr oder weniger gebogen. Die Gallen werden durch drei sehr kleine Cecidomyiden gebildet. Die zarten Tierchen sind schwer zu züchten. Obwohl wir viele Gallen in Flaschen bewahrt haben, erhielten wir nur einige Exemplare davon. Über ihre Lebensweise können wir daher auch noch nichts mitteilen. Ob die Gallen an den verschiedenen Pflanzen

1) Neger Ambrosiapilze. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1908. Bd. XXVI a. S. 735 hat die nicht sehr glückliche Bezeichnung von Zoomycocecidien geändert in Ambrosiagallen. Diese drei Gallen sind ohne Zweifel solche, denn die Nahrung der Larven wird nicht von den infizierten Pflanzenteilen, sondern von eigentümlich geänderten Mycelfäden eines Pilzes, welcher die Wand der Kammer bekleidet, geliefert. Im Wesentlichen stimmen unsere Befunde in diesem Punkt mit denen von Neger überein. Wir hoffen dass es uns möglich ist, später noch einmal auf diese interressanten Tatsachen zurückzukommen. Zur Zeit haben wir hierfür keine Gelegenheit.

2) Die drei Cucurbitaceen, worauf wir diese Gallen gefunden haben, sind: Melothria perpusilla Cogn., Momordica charantia L. und Coccinea cordifolia Cogn. Litteratur: Marcellia. Bd. VIII. 1909. N. 13 und 71. Die Beschreibung der Galle auf Coccinea cordifolia ist noch nicht publizier worden.

von einer oder von mehreren Cecidomyiden-Arten verursacht werden, ist uns ebenso noch unbekannt. Die Eier werden höchstwahrscheinlich auf die Oberfläche der Stengel gelegt. Die Larve frisst sich dann in den jungen Stengel hinein und bohrt sich im Mark eine Strecke nach unten. Dieser Bohrgang ist später an der Oberseite der Kammer wieder zu finden. Jede Galle enthält mehrere Larvenkammern, die sehr englümig sind, aber sehr lang; einige sind ebensolang wie die Galle, andere etwas kürzer.

Der Bau dieser Gallen ist sehr einfach und bietet nichts Nennenswertes. Weil auch die Anatomie der normalen Stengel bei den verschiedenen Pflanzen nicht wesentlich verschieden ist, können wir alles an einem Beispiel erläutern. Die normalen, jungen Stengel sind im Querschnitt fünfeckig. Innerhalb der vorspringenden Teile liegen funf kleine bikollaterale Gefässbündel; die Xylemgruppe wird an der Innen- sowie an der Aussenseite von einer Phloemgruppe begrenzt. Weiter liegen im Mark noch drei ebenfalls bikollaterale Gefässbündel, die einen zweiten inneren Kreis bilden. Die übrigen Gewebe sind parenchymatisch.

In etwas älteren Stengeln entsteht Kollenchym, am ersten und stärksten in den fünf vorspringenden Leisten, aber nachher bekommen auch die Zellschichten in den zwischenliegenden Teilen kollenchymatisch-verdickte Zellwände. Zunächst entsteht gleich unter diesem Kollenchym ein starkes Sklerenchymband, das einen geschlossenen Kreis bildet. Die Gefässbündel entwickeln sich und werden etwas grösser ohne dass Kambium gebildet wird. Auch entstehen keine neue sekundäre Gefässbündel. Die Stengel, welche von den Tieren infektiert werden, besitzen wohl schon die Gefässbündel, die übrigen Gewebe sind aber noch alle parenchymatisch. Von den verholzten Sklerenchymfasern ist dann auch noch nichts zu finden. Die ganze voluminöse Galle wird nur durch Wucherung der

parenchymatischen Gewebe gebildet. Die Larvengänge liegen innerhalb des Gefässbündelkreises der inneren Gefässbündel, oder zwischen diesen, und haben anfangs nur sehr enge Lumina. In den älteren Gallen ist der fünfeckige regelmässige Bau des normalen Stengels gewöhnlich nicht mehr deutlich zu sehen, zumal wenn mehrere Larvenkammern in dem Querschnitt liegen. Der Durchschnitt ist um vieles, auch die Gefässbündel um etwas grösser geworden. In dem äusseren Gefässbündel ist an beiden Seiten des Xylems Kambium aufgetreten und daraus sind Gruppen von kleinen dünnwandigen Zellen entstanden. Das Xylem ist stärker entwickelt. Die Elemente des äusseren Phloems sind flach gedrückt, die des inneren Phloems sind normal geblieben. Bisweilen sind noch einige neue Gefässbündel aufgetreten, und es macht den Eindruck, als ob sich jeder Gefässbündel in zwei „neue" gespalten hat. Es liegen nämlich zwei Gefässbündel dicht neben einander, sodass die inneren Phloeme derselben an einander schliessen. Die zwei Xylemgruppen, die aus einigen Reihen von Gefässen bestehen, divergieren und die zwei äusseren Phloeme sind durch eine Anzahl Parenchymzellen von einander getrennt. Es kommt auch vor, dass die zwei Gefässbündel etwas weiter aus einander liegen. Die Zahl der inneren Gefässbündel ist nicht verändert. Die Bündel sind nur etwas unregelmässig geworden. Auch hier entsteht Kambium und hat sich zumal zwischen Xylem und innerem Phloem ein Band von kleinen Zellen gebildet.

Besondere Gewebe bilden sich sonst nicht. Auch entstehen keine speziell verholzten Elemente.

Diese Galle bildet also eines der deutlichsten Beispiele einer, fast nur durch Wucherung von parenchymatischen Elementen entstandenen Morphose.

Resultate.

1. Die Galle besteht fast nur aus parenchymatischen Geweben. In den Gefässbündeln tritt Kambium auf.

2. Die Nahrung für die Larven wird von eigentümlich gebildeten Pilzhyphen geliefert, welche die Kammerwand bekleiden.

IV. Die von einem Schmetterling: Lita (Gelechia) solanella Boisd, auf Nicotiana Tabacum L. gebildete Stengelgalle.

A. Einleitung.

Die Raupen von Lita solanella Boisd. bewohnen Gallen, die Anschwellungen an den Stengeln von Nicotiana Tabacum bilden. Am meisten werden die jungen Pflanzen infiziert. In diesem Fall entsteht eine echte Markgalle, die Raupe lebt im Marke und unter ihren Einfluss entsteht eine nach allen Seiten gleich starke Schwellung. Anfänglich wird das Längenwachstum der Pflanze gehemmt, später aber kann diese wieder auswachsen. Auf der Oberfläche dieser Gallen befinden sich verschiedene Blätter (Figur 18). Die Tiere sind oft sehr schädlich für die Tabakskultur; die Gallen selbst sind dann auch unter verschiedenen Namen bekannt. Die Javanischen Kulies nennen sie „Omo Meteng", die Chinesischen Arbeiter in Deli (Sumatra) „Toa Toh", und unter den Pflanzern steht diese Krankheit als „Dikbuik"-(Dickbauch)-Krankheit bekannt.

Auch ältere Pflanzen können infiziert werden; in diesen Fällen entstehen halbkugelförmige Gallen, welche fast ausnahmslos in der Rinde entstehen. Diese haben wir nicht weiter untersucht.

Herr Dr. de Bussy aus Deli (Sumatra) war so freundlich uns sehr schön konserviertes Material der jungen Keimpflanzengallen zu schicken und auch Herr Dr. Lodewijks aus Klatten (Java) sandte uns kranke Tabakspflanzen. Beiden Herrn sind wir für ihre freundliche Hülfe zu grossem Danke verpflichtet.

Die Lebensweise der Gallbildner ist ausführlich von

Koningsberger[1]) beschrieben worden, in Kürze entlehnen wir seiner Beschreibung das Folgende:

Das Ei wird an einem jungen Blatte angeheftet und zwar in der gabelförmigen Verzweigung einer der Seitennerven. Das Blattgewebe wird vom Weibchen etwas zerrissen, wodurch der umliegende Blattteil nicht normal auswachsen kann; die Oberfläche wird uneben und der Blattrand zeigt bald eine Einbuchtung. Die junge Raupe dringt in das Blatt hinein und frisst sich einen Kanal in das saftige Gewebe des Hauptnervs in der Richtung des Hauptstengels aus. Durch den Blattstiel gelangt das Tierchen schliesslich in das junge Stämmchen. Hier wird ein unregelmässiger, bisweilen sowohl nach oben, als unten verzweigter Gang gebildet. Unter dem Einfluss der Raupe schwillt der Stengel an und bildet viel Nahrungsgewebe. Die erwachsene Raupe macht vor ihrer Verpuppung ein Schlupfloch, das bis zur Entpuppung von der Epidermis überdeckt bleibt.

Obschon unsere Untersuchungen an dieser Galle noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden können, wollen wir hier doch vorläufig das, was wir gefunden haben, mitteilen. Wir besitzen von dieser Galle nur gutes Material der jungen Markgallen, und es dürfte uns wohl nicht bald gelingen, auch die späteren Stadien zu erlangen; für diesen Artikel aber, reicht das gefundene aus.

B. Anatomie und Entwicklung.

Die jungen Pflanzen besitzen ein ziemlich dickes, saftiges Stämmchen, das einige Blätter trägt, deren Blattstiele noch eine Strecke am Stämmchen entlang verlaufen. Zur Zeit, wenn die Raupe in das Stämmchen eindringt, sind dessen Gewebe noch kaum angelegt und sehr wenig

---

1) J. C. Koningsberger. Ziekten van rijst, tabak, thee, etc. Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin, Kolff en Co. Batavia 1903. N. LXIV. Seite 34 u. f.

differenziert. Das Mark ist stark entwickelt und wird umgeben von einem Band kleiner, dünnwandiger Zellen mit grossen Kernen und reichem Protoplasma. Aus diesem Gewebe entsteht der Gefässbündelring. Man findet hier eine eigentümliche Entstehungsweise des Holzringes, wie sie übrigens schon früher bei ziemlich vielen Pflanzen gefunden worden ist. Es entstehen nämlich keine primären Gefässbündeln, sondern es wird gleich ein geschlossener Gefässbündelring gebildet. In dem kleinzelligen Gewebe treten zu gleicher Zeit überall Holzgefässe auf, die auf einem Querschnitt betrachtet in radialen Reihen gelegen sind. Im äusseren Teile des kleinzelligen Gewebes treten Phloemelemente auf, jedoch nicht sehr viele. Zwischen Holz und Phloem liegt ein wenig entwickeltes Kambium. Der Stengel weist jedoch noch eine zweite Eigentümlichkeit auf. In fig. 22 ist ein kleiner Teil des kleinzelligen Gewebes abgebildet, das also auf der einen Seite vom Marke und auf der anderen vom Rindenparenchym begrenzt wird. Zwischen den peripheren Markzellen liegen Gruppen von kleinen Zellen. Diese Gruppen liegen auf ungefähr regelmässigen Abständen in einem Kreis im Stengel. In Figur 22 sind deren drei wiedergegeben, von denen die mittlere am jüngsten ist und nur drei Zellen gross ist, welche, wie deutlich zu sehen, durch Teilung aus einer Markzelle entstanden sind. Die zweite dieser Gruppen, die in der Ecke rechts liegt, besteht aus mehreren Zellen, doch ist die Form der ursprünglichen Mutterzelle noch gut zu sehen. Die dritte linke Gruppe zählt wieder mehr Zellen. Diese Zellgruppen, die durch ihren Protoplasmareichtum und die verhältnissmässig grossen Kerne auffallen, bilden später innere Phloemgruppen. Diese Eigentümlichkeit kommt aber bei mehreren Pflanzen vor. [1])

1) G. Bonnier et Leclerc de Sablon. Cours de Botanique. Paris 1901. Tome I. Seite 181.

Bemerkenswert ist ausserdem noch, dass die Gewebe des Stengels sich nicht an allen Seiten eines Querschnittes zu gleicher Zeit differenzieren. Ein kleiner Teil ist nämlich immer etwas früher ausgebildet, als der Rest des Quer schnittes. Dieser Teil befindet sich an der Seite des Stengels, wo der Stiel des nächsthöherliegenden Blattes angewachsen ist. Wie schon erwähnt, sind die Blattstiele über eine Strecke mit dem Stengel verwachsen. Die Gefässbündel die Blattstieles und des Hauptnervs sind einige Zeit früher differenziert, als die entsprechenden Gewebe des Stengels. Die Raupe frisst im Marke fast immer eine azentrisch gelegene Larvenkammer. Das Mark wird nämlich nicht ganz zerstört. Die Larvenkammerwand besteht also an der einen Seite aus Markzellen, an der anderen Seite aus den kleinzelligen Elementen der Gefässbündelanlagen. Unter dem Einfluss der Raupe vermehren sich alle dünnwandigen Elemente, das sind also fast alle Zellen des Stengels, stark. Allein das kleinzellige Gewebe vermehrt sich weniger stark als die übrigen Teile. Bald entstehen die radialen Reihen von Holzgefässen, aber diese bleiben immer durch dünnwandige Elemente von einander getrennt, sodass niemals ein geschlossener Holzring gebildet wird. Das Phloem vermehrt sich nicht sehr stark, das Kambium ist dagegen etwas stärker entwickelt als im normalen Stengel. Ähnlich wie wir das bei der Galle von Crotalaria kennen gelernt haben, wird das Nahrungsgewebe von Kallusgeweben geliefert. Sowohl das Mark als die freigelegten Zellen der Gefässbündelanlagen können sich an dieser Kallusbildung beteiligen. Während bei der Crotalaria-Galle alle Gewebe einen gleichartigen Kallus lieferten, ist dem bei dieser Nicotiana-Galle nicht so. Im Gegenteil, die Kalluspfropfen, welche aus dem Marke entstehen, sind sehr grosszellig und wasserreich, die von den Gefässbündelanlagen gelieferten sind dagegen sehr kleinzellig. Die Zellen selbst

besitzen ausserdem verhältnissmässig grosse Kerne und trübes eiweissreiches Protoplasma.

Die Kalluspfropfen sind aber niemals so üppig entwickelt, als bei der Crotalaria-Galle. In den Kallusgeweben, welche aus kleinzelligen Elemente bestehen, entstehen bald Zellen, welche viel länger sind mit netzförmig verdickten Wänden, also Tracheiden, während sich diese bei den Markwucherungen nicht hervortun.

Wird, was dann und wann geschieht, das Rindenparenchym freigelegt, dann kann auch dieses sich an der Kallusbildung beteiligen, die Zellen verlängern sich nach der Richtung der Kammer und teilen sich bald. Sehr kräftig sind die neuen Gewebe aber nicht entwickelt.

Schliesslich können auch die dünnwandigen Zellen, welche die Kammerwand des Bohrkanals begrenzen, auswachsen. Es bilden sich dabei besonders eigentümlich gestaltete Zellen, welche in Figur 20 abgebildet sind und worauf wir im Schlussteil noch näher zurückkommen. Der Kanal in dem Stiel wird aber niemals von Kallusgeweben verschlossen, wie Houard das mehrere Male beschrieben hat. Wenigstens war dies nicht der Fall in den von uns untersuchten Stadien.

C. Resultate.

1. Durch Vermehrung und Vergrösserung der dünnwandigen Elemente entsteht eine starke Schwellung des Stengels.

2. Die Nahrung der Raupe wird durch Kallusgewebe geliefert, die sowohl aus Markzellen, als aus Gefässbündelanlagen entstehen können, im ersteren Fall entsteht ein grosszelliges, im letzteren Fall ein kleinzelliges Gewebe.

SCHLUSS.

Gallen, welche entstehen unter dem Einfluss eines Reizes, der vom Mark aus nach allen Richtungen hin arbeitet, nennt man Markgallen. Unter diesen Markgallen kann man Acro- und Pleurocecidien unterscheiden. Die ersten befinden sich am Ende eines Stengels und schliessen dessen Wachstum ab; (die *Lipara lucens* Gallen, welche entstehen unter dem Einfluss einer Larve, welche oberhalb des Vegetationspunktes lebt, gehören also nach oben gegebener Definizion nicht zu den Markgallen, man würde sie Pseudomarkgallen nennen können.) Acrocecidien, die zugleich Markgallen sind, werden u. a. gebildet von *Isosoma graminicola* auf Triticumarten. Unter den Pleurocecidien sind schon viele Markgallen bekannt. Nur die Gallen, welche entwicklungsgeschichtlich gründlich untersucht sind, (und das sind nur sehr wenige), eignen sich für weitere Besprechungen.

Die einzige von einer Cynipide gebildete Markgalle, von welcher die ersten Entwicklungsphasen bekannt sind, ist die Aulax-Galle auf Hieracium.[1]) Diese Cynipide bildet eine geräumige Eihöhle im Zentrum des Stengels. Die ausschlüpfenden Larven können sich darin frei bewegen. Die Wandzellen bilden nach kurzer Zeit ein Gallplastem, worin die Larven allmählich eingeschlossen werden. Die fertige Galle wird also zum Teil aus diesem Gallplastem zum Teil aber auch aus den anderen Geweben des Stengels gebildet. Wir selbst haben bei keiner der von uns

1) M. W. Beyerinck. Beob. über d. ersten Entw.phasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882. Seite 45 u. f.

untersuchten Markgallen, die von Isosomiden, Schmetterlingen oder Fliegen gebildet wurden, ein Gallplastem gefunden. Es ist aber sehr wahrscheinlich dass dieses bei anderen von Cynipiden gebildeten Markgallen auch vorkommt.

Die Gallen, welche wir in diesem Artikel behandelt haben, sind sämtlich Pleurocecidien, (die Cucurbitaceen-Gallen bilden nur scheinbar eine Ausnahme). Die Höhle, welche die Larve sich im Innern des Stengels ausfrisst, wird einfach zur Gallenkammer und unter Einfluss des Gallenreizes entwickelt sich nun rings um die Larvenkammer eine Verdickung des Stengels, welche in den meisten Fällen deutlich spindelförmig ist, (nur die Stephaniagalle, welche zylinderförmig ist, muss als Ausnahmefall betrachtet werden.) Man kann bei der Ausbildung dieser Stengelgallen verschiedene Fälle unterscheiden. Die Verdickung würde entstehen können unter Einfluss von Zellvermehrung, von Zelldehnung oder von beiden Prozessen zeitlich neben oder zeitlich nach einander. In den meisten Fällen findet Zellvermehrung und Zellvergrösserung zu gleicher Zeit statt. Die Stephania-Galle verhält sich etwas anders, als die anderen Gallen. Die erste Vergrösserung des Stengeldurchmessers kommt fast nur durch Zellvergrösserung zu Stande und erst nach einiger Zeit tritt auch Zellvermehrung dazu. Die beiden Prozesse sind bei dieser Galle also im Anfang deutlich geschieden. Die Schwellung entsteht immer vornehmlich durch üppige Entwicklung von parenchymatischen Geweben, wie das schon bei so vielen Gallen und anderen pathologischen Bildungen nachgewiesen worden ist, und worauf auch Küster[1]) schon hingewiesen hat. Diese parenchymatische Zellen entstehen sowohl aus dem hypertrophierten Marke, wie aus den Mark-

1) E. Küster. Path. Pflanzenanatomie, 1903. S. 234.

strahlen und Rindenzellen. Das Nahrungsgewebe wird in einigen Gallen einfach durch die wenig geänderten Markzellen geliefert, bei anderen durch Kallusgewebe, sodass wir hier sehr schöne Beispiele von Gallen mit „Nahrungskallus" finden können. Mechanische Gewebe werden bei einigen mehr, bei anderen wieder weniger ausgebildet.

A. Entwicklung von radial- und nicht radialgebauten Markgallen.

Wir nähern uns dann der Frage, durch welche Einflüsse eine radial-symmetrische, und durch welche eine zweiseitig symmetrische Galle entsteht. Mit dieser Frage wollen wir uns etwas länger beschäftigen, und hierbei auch andere Stengelgallen soviel wie möglich berücksichtigen. Houard[1]) unterscheidet Gallen, welche um eine Symmetrieachse gebaut sind, und solche, welche eine Symmetriefläche besitzen. Er unterscheidet dabei auch noch vier Formen unter den Stengelgallen im Allgemeinen.

1 Wobei der Parasit ganz oberflächlich an den Stengel lebt. 2. Wobei der Gallbildner in der Rinde lebt. 3. Wobei dieser in der Nähe von oder in einem Gefässbündel lebt. 4. Wobei der Parasit sich im Marke befindet. In den ersten drei Fällen entwicklen sich die Zellcomplexe nach der Seite des kleinsten Widerstandes, also nach der Seite, wo der Parasit sitzt. Auf diese Weise entstehen immer Gallen, welche eine einseitige Auftreibung des Stengels bilden. Diese Gallen besitzen also eine Symmetriefläche. Anders ist es bei den Markgallen. Bei diesen Gallen arbeitet der Reiz vom Zentrum des Stengels aus nach allen Seiten, es ist also begreiflich, dass eine Galle entsteht, welche radial

---

1) C. Houard. Rech. anat. s. l. galles des tiges. Bull. scient. d. l. France et d. l. Belgique. Vol. 38. 1903. S. 402 u. f.

um eine Symmetrieachse gebaut ist. Und doch sind einige Markgallen bekannt, welche eine einseitige Schwellung des Stengels bilden: diese nun geben gerade einen Einblick in die Ursachen der Entwicklung von bestimmt geformten pathologischen Geweben.

Houard[1]) beschreibt die Anatomie einer Galle, welche von einem Rüssler: Ceutorrhynchus atonius Boh. auf Sisymbrium Thalianum Gay. gebildet wird. Diese Galle besitzt eine Symmetriefläche. Wenn man aber den Querschnitt dieser Galle untersucht, dann ist es deutlich, dass der infizierte Stengel nach allen Seiten hin verdickt ist. Houard spricht die Vermuthung aus, dass die exzentrische Lage des Larvenkanals die Ursache dieser nicht radial symmetrischen Bildung ist. Wir haben aber einige Gallen gefunden, worin die Larvenkammer auch etwas exzentrisch liegt, welche aber doch vollkommen radial gebaut war. Wir glauben denn auch nicht, dass die Lage der Larvenkammer allein genügt um die Bildung dieser Galle zu erklären. Die umliegenden Markzellen bieten ja den wachsenden Geweben nur wenig Wiederstand.

In den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft erschien ein Artikel über eine Sesiidengalle auf Commelina communis,[2]) welche deutlich eine Schwellung an einer willkürlichen Seite des Stengels dieser Pflanze bildet, während doch die Larve im Zentrum des Stengels liegt. Wir wollen die Entwicklung dieser Galle etwas genauer mit derjenigen anderer Stengelgallen, speziell Markgallen, vergleichen.

Will man den Bau und die Bildung einer Galle gut ver-

1) l. c. Seite 207 und 383.

2) W. und J. Docters v. Leeuwen—Reijnvaan. Eine von der Sesiidie Aegeria uniformis an Commelina communis verursachte Stengelgalle; Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1910.

stehen, so muss man den Bau des Stengels beim Anfang der Infektion genau kennen, und diesen mit den ersten Stadien der Gallen, mit dem erwachsenen Stengel und mit der erwachsenen Galle vergleichen. In vielen Fällen hat man sich damit zufrieden gestellt, den Bau einer erwachsenen Galle mit demjenigen eines erwachsenen Stengels zu vergleichen.

Wenn die Larve im Zentrum der Galle angelangt ist, entsteht unter dem Einfluss des Gallenreizes eine Vermehrung oder Vergrösserung von Zellen. Jedenfalls wird vom Zentrum aus auf diese Weise ein grosser Druck auf die umliegenden Gewebe ausgeübt, welcher quer auf der Achse des Stengels nach allen Seiten hin arbeitet. Man kann also erwarten, dass in den meisten Fällen eine Galle mit Symmetrieachse gebildet wird. Es ist nun interressant zu untersuchen in welchen Fällen eine radial symmetrische, in welchen Fällen aber eine zweiseitig symmetrische Galle entsteht. Wir sind für diese Besprechung fast ausschliesslich auf die Resultate eigener Untersuchungen angewiesen. Die anatomischen Untersuchungen Houards können uns in dieser Hinsicht nicht weiter bringen, da über den Bau des Stengels bei dem Anfang der Infektion fast gar nichts gesagt wird. Wir werden sehen, dass hauptsächlich gerade dieser Bau die Entwicklung in der einen oder anderen Richtung hin beeinflusst. Man kann nun folgende Fälle unterscheiden.

A. Der Gallenreiz trifft die Gewebe, wenn alle Zellen noch dünnwandig sind. Diese Fälle haben wir z. B. gefunden bei den drei Cecidomyidengallen, welche an den stark wachsenden Zweigen dreier Cucurbitaceen entstehen [1]) und bei der Nicotianagalle. [2]) Die ersten Gallen bilden eine lange Verdickung des Stengels, welche von verschiedenen Larven bewohnt wird. An den Stellen, wo nur eine Larve im

1) Kap. III dieser Abhandlung.
2) Kap. IV dieser Abhandlung.

Zentrum des Markes liegt, ist die Galle völlig regelmässig um eine Achse gebildet. Da alle Zellen dünnwandig sind, finden die wucherenden Gewebe, welche sich nach aussen hin zu vergrösseren bemühen, keinen nennenswerten Widerstand: fast alle Zellen können noch grösser werden und sich teilen. Demzufolge ist die Galle ganz regelmässig gebildet. Die Achse der Galle fällt zusammen mit der des Stengels. Wenn mehrere Larven neben einander sitzen, bleibt auch jetzt die Galle beinahe regelmässig. Der Stengel schwillt nur etwas stärker an.

B. Wenn die Larve in den Stengel dringt, sind verschiedene Gewebe mehr oder weniger verholzt, sodass sie sich unter Einfluss des Gallenreizes nicht mehr ändern können. In den meisten Fällen findet die Infektion statt, wenn die primären Gefässbündel gebildet und das primäre Xylem, und auch die Bastfasern verholzt sind. Hierbei können wieder verschiedene Fälle unterschieden werden.

1. An der Aussenseite jedes primären Gefässbündels befindet sich eine Bastfaserkappe, die isoliert zwischen den unverholzten Rindenelementen liegt. Zwischen diesen verholzten Bastfasern liegen also immer Zellen, welche den sich entwicklenden Geweben keinen Widerstand bieten. Die Gallen auf Crotalaria saltiana [1]) bieten hierfür ein deutliches Beispiel. Soweit sich aus Houard's Abbildungen noch etwas nachweisen liess über den Zustand des Stengels beim Anfang der Infektion, glauben wir, dass dieser Fall unter den verschiedenen Markgallen, der gewöhnlichste ist.

In den Stengeln von Potentilla reptans [2]) z. B. findet man 5 Gefässbündel liegen, welche durch einen Bastfaserring mit einander verbunden sind. Bei den jungen Xestophanes-Gallen besteht dieser Ring nicht; über jedem Gefässbündel

1) Kap. II dieser Abhandlung.

2) Houard, l. c. Seite 278 u. f.

befindet sich dabei eine Kappe von Bastfasern, welche teilweise verholzt sind. Sehr wahrscheinlich geschieht die Infektion also, wenn die Bastfaserkappen noch isoliert liegen oder noch ehe alle Elemente derselben ganz verholzt sind. Bei der Galle auf Hypochoeris radicata[1]) von einer Aulax gebildet, findet man über jedes Gefässbündel eine verholzte Bastfaserkappe. Bei den anderen von Houard untersuchten Gallen ist es nicht mehr ganz sicher möglich, die Verhältnisse auszufinden.

2. Beim Anfang der Infektion bilden die Bastfaserelemente eine ganz geschlossene Scheide, welche auf Querschnitten also wie ein Ring sichtbar ist, und die den Stengel in zwei Teile verteilt: einen peripheren Teil durch die unverholzten Elemente der Rinde gebildet, und einen zentralen Teil, worin das Mark und die Gefässbündel liegen.

Während in den vorher erwähnten Fällen die sich nach aussen entwicklenden Gewebe keinen nennenswerten Widerstand begegnen und die Galle sich nach allen Richtungen fast ohne Ausnahme regelmässig ausbilden kann, findet sich in diesem Fall ein Gewebe, das nicht mehr teilungsfähig ist und sich also auch nicht mehr vergrösseren kann. Wenn der Druck, welchen die neuentstandenen Gewebe ausüben, sehr gross ist, muss die Bastfaserscheide spalten. Diesen Fall begegneten wir in der Galle von Aegeria uniformis auf Commelina communis[2]) gebildet. In den Präparaten kann man keine deutliche schwache Stelle in dieser Scheide finden. Es ist nun bemerkenswert, dass die Galle so entsteht, wie man theoretisch vorhersagen könnte. Wenn man in der Scheide eine bestimmte schwache Stelle anweisen könnte (wie wir das bei einer anderen Galle gefunden haben), dann müsste

---

1) Houard. Seite 298 u. f.

2) Berichte der Deutsche Botan. Gesellschaft 1910.

die Galle auch immer an dieser einen Seite entstehen. Da dies nicht der Fall ist, kann man erwarten dass die Galle das eine Mal auf dieser Seite, das andere auf einer anderen Seite entsteht, gerade dort wo die Bastfaserscheide zufällig eine schwache Stelle aufweist. In der Tat entsteht die Galle ganz willkürlich einmal an dieser Seite, dann wieder an einer anderen Seite des Stengels. Diese Commelina-Galle besitzt also keine Symmetrieachse, sondern eine Symmetriefläche. Die geöffnete Bastfaserscheide bleibt an der nicht geschwollenen Seite des Stengels unverändert liegen.

In der Stephaniagalle [1]) haben wir nun ein sehr instruktieves Beispiel einer anderen Entwicklung gefunden. Auch in dem Stengel dieser Pflanze ist der Gefässbündelring umgeben von einer geschlossenen Bastfaserscheide. Diese ist aber nicht zylindrisch wie bei dem Commelina-Stengel, sondern sie besitzt ebensoviele Einbiegungen, wie Markstrahlen vorkommen. Die Elemente dieser Einbiegungen sind nicht so stark verholzt, wie die übrigen Teile der Bastfaserscheide. Die Zellen sind auch etwas grösser. Die Scheide besitzt also einige viel schwächere Stellen. Da die unter dem Einfluss des Gallenreizes sich entwicklenden Gewebe einen ganz regelmässigen Druck nach allen Seiten hin ausüben, bricht die Bastfaserscheide an diesen schwächeren Stellen und wird in ebenso viele Teile zerrissen, wie Gefässbündel bestehen. Die auseinandergerissenen Stücke bleiben weiter unverändert liegen. Auf diese Weise entsteht wieder eine Galle mit Symmetrieachse.

Also kurz: die Markgallen entwickeln sich regelmässig radial um eine Achse, welche auch die Achse des Stengels selbst ist, allein wenn beim Anfang der Infektion ein schon ganz geschlossenes, regelmässiges Sklerenchymband

1) Kap. I dieses Artikels.

gebildet ist, entwickelt sich eine Galle, die eine Symmetriefläche besitzt.

B. Durchlüftungsgewebe.

Besonders deutlich sind die Lentizellen auf der Oberfläche der erwachsenen Stephania-Galle entwickelt. (Figur 17). Solange die Galle noch jung und grün gefärbt ist, entstehen noch keine Lentizellen. Sie sitzen vornehmlich in Reihen über einander, welche den Markstrahlen gegenüber liegen. Lentizellen sind auch auf anderen Gallen wahrgenommen, speziell auf den Nematusgallen auf Salix grandiflora. Auch die Aphidengallen sind nach Küster [1]) besonders reich an Lentizellen. Dass diese Lentizellen bei dem Gasaustausch funktionieren, fällt wohl nicht zu bezweifeln, warum sie aber in der einen Galle nicht vorkommen in der anderen dagegen sehr schön entwickelt sind, lässt sich so bequem nicht erklären. Wir wissen von der Physiologie der Gallentiere ungefähr nichts. Man hat oft versucht, die lockeren Gewebe, welche die äusseren Schichten vieler Cynipidengallen bilden, als Durchlüftungssystem zu deuten.

Küster [1]) sagt aber bereits, dass auch bei pathologischen Produkten andere Arten solcher Zellformen entstehen können, obschon bei diesen nie von einem Zweck geredet werden kann. Die Cynipidengallen besitzen aber innerhalb dieser lockeren Gewebe, ein Gewebe, das aus sehr stark verholzten, dicht aneinander schliessenden Sklerenchymzellen besteht, diese Schicht ohne Interzellulare wird bei dem Luftaustausch wohl nicht besonders mitwirken. Vorläufig ist über diese ganze Frage noch nichts wertvolles zu berichten.

---

1) E. Küster. Path. Pflanzenanatomie 1903. Seite 256 u. f.

C. Über Kallus.

Wie wir in einem anderen Artikel [1]) erörtert haben, kann man die Gallen ihrer Entwicklung nach in drei Gruppen einteilen. Die Repräsentanten der ersten Gruppe entstehen durch einfache Weiterentwicklung, Teilung und Differenzierung der zur Zeit der Infektion vorhandenen Gewebezellen. Die der zweiten Gruppe (die Kallus- oder Plastemgallen) entwickeln sich aus einer kallusähnlichen Wucherung, welche aus den vom Gallenreiz betroffenen Stellen entsteht. Bei der Entstehung der Repräsentanten der dritten Gruppe arbeiten beide Prozesse zu gleicher Zeit, oder nach einander. Die von uns untersuchten Markgallen gehören offenbar zu der ersten Gruppe. Die Entstehung von Kallusgallen und die verschiedenen Besonderheiten, die sich bei deren Entwicklung auftun, haben uns in dem obenzitierten Artikel schon ausführlicher beschäftigt. Die Entwicklung einer Galle aus der dritten Gruppe haben wir in unserem ersten Beitrag zur Kenntnis der Gallen von Java beschrieben. [2]) Ausserdem sind von dieser Gruppe schon verschiedene Gallen untersucht worden. [3])

Wenn man ein Loch in einen Stengel bohrt, entwickelt sich nach einiger Zeit ein Kallusgewebe, welches das Loch wieder ausfüllt. Die neuentstandenen Zellen entwickeln sich nach der Seite des Loches hin. Bei der Entwicklung

1) W. u. J. Docters v. Leeuwen—Reijnvaan. Über die Entw. einiger Milbengallen. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg 1909.

2) W. u. J. Docters van Leeuwen-Reynvaan. Über die Anatomie und Entw. der Galle auf Erythrina lithosperma von einer Fliege gebildet. Recueil d. Trav. botan. Neerlandais, Vol. VI. 1909. S. 67.

3) Büsgen. Zur Biologie der Galle von Hormomyia fagi. Forstl. Naturw. Zeitschr. 1895 Bd. V. Seite 9.

O. Appel. Über Phyto- und Zoomorphosen. Königsberg 1899.

von Markgallen ist dies jedoch ein anderer Fall. Hier teilen sich die Zellen in der Umgebung der Wundfläche (Wand des von der Larve ausgefressenen Ganges) sehr stark, die Kammer wird aber nicht verkleinert, in Gegenteil die neuentstandenen Zellen und Gewebe entwickeln sich nicht nach dem Innern, sondern nach aussen und bilden so eine Schwellung des infizierten Stengels. Dies ist offenbar ein anderer Prozess, als bei einer gewönlichen Kallusbildung. Über die Einflüsse, welche die Larve ausübt, damit kein Kallus entsteht, die Gewebe sich aber nach aussen entwickeln, fällt zur Zeit noch nichts zu sagen.

Über die Entstehung von Kallusgeweben in inneren Wunden ist neuerdings eine ausführliche Arbeit von Simon [1]) erschienen, die wir leider nur aus Referaten kennen. Wir waren damit beschäftigt Experimente in dieser Richtung zu unternehmen. Dieser Artikel und die Entdeckung der Crotalariagalle haben uns veranlasst, von weiteren Untersuchungen abzusehen. Wir wollen hier noch etwas mehr über die Kallusbildungen sagen, welche die Nahrung für die Larve liefern, und die wir zusammengefasst haben unter den Nahmen von „Nahrungskallus." [2]) Wir haben einen solchen Nahrungskallus nun schon bei verschiedenen Gallen gefunden. Sehr schön ist dieser in den Gallen der Erythrina und in der Schmetterlingsgalle auf Crotalaria zu finden; aber ausserdem auch noch bei den Gallen von Schmetterlingen auf Breynia racemosa [3]) und auf Nicotiana [4]) spec.

---

1) S. Simon. Experimentelle Untersuchungen üb. die Entstehung von Gefässverbindungen Ber. d. Bot. Ges. 1908. Bd. XXVI.

2) loc. cit. Galle von Erythrina. Seite 97.

3) J. u. W. Docters v. Leeuwen-Reijnvaan. Einige Gallen aus Java II. Beitrag. Marcellia Vol. VIII. 1909. N. 25.

4) Kap. IV. dieser Abhandlung.

Bei der Galle auf Erythrina lithosperma lebt die Larve in der ersten Zeit von dem Nahrgewebe, das aus dem Gallplastem gebildet wird. Erst, wenn die Zellen dieses Gewebes verzehrt sind, entwickeln sich Kalluswucherungen, welche aus den von der Larve gesparten Markzellen oder, wenn diese ganz verzehrt sind aus den Markstrahlen, welche zwischen den Holzteilen liegen, entstehen. Alle Kallusgewebe entwickeln sich aus parenchymatischen Gewebezellen. Bei der Crotalaria-Galle ist die Sache etwas komplizierter. Die Raupe frisst sich erst einen Gang im Innern des Stengels aus und lebt in dieser Zeit also von den normalen Gewebezellen. Nach einiger Zeit, wenn die Kammer ganz ausgebildet ist, fängt die Entwicklung von Kalluspfropfen an, die weiter ausschliesslich die Nahrung für die Larven liefern. Es ist nun interressant nachzuforschen, aus welchen Geweben sich diese Kalluspfropfen entwickeln können. Wie wir schon bei der Beschreibung dieser Galle mitgeteilt haben, kann die Wand der Larvenkammer in einer Galle, in verschiedenen Höhen und von verschiedenen Gewebearten gebildet sein, je nachdem die Raupe das Mark, oder auch das Holz, Kambium oder Rindenparenchym freigelegt hat. All diese Gewebe können sich an der Bildung des Nahrungskallus beteiligen; allein die Epidermis wird, wie zu erwarten war, niemals freigelegt, sodass wir dieses bei der Besprechung dieser Tatsachen nicht weiter anzuführen brauchen. Je nachdem die Raupe sich in einen älteren oder jüngeren Stengel einbohrt, sind auch die Gewebe in verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung, sodass wir hier allerlei Besonderheiten nachgehen konnten.

Wird der Stengel im jugendlichen Stadium infektiert, wenn nur die primären Gefässe und die Bastfasern verholzt sind, so wird auch die Wand der Kammer ganz oder jedenfalls zum Teil von parenchymatischen Zellen gebildet. Entweder das Mark, oder die noch sehr breiten Mark-

strahlen, oder auch die Zellen der Rinde, können sich dann an der Kallusbildung beteiligen. Die verholzten Gefässe und die Holzzellen, sowie die Bastfasergruppen bleiben unverändert liegen. In vielen Fällen liegen die primären Gefässe wie kleine Inseln in den üppigen Kalluspfropfen, welche aus parenchymatischen Zellen entstanden sind. Bemerkenswert ist hierbei noch, dass alle Kalluspfropfen, aus welchen Geweben sie auch entstehen mögen, im Bau völlig übereinstimmen. Tracheiden können sich in allen entwickeln.

Auch wenn der Stengel schon etwas älter ist, wie im vorigen Falle, sodass die ersten secundären Verholzungen bereits aufgetreten sind, finden sich doch immer noch, sei es auch nur schmälere, parenchymatische Markstrahlen, welche die Kalluspfropfen liefern können. So war es z. B. bei der in Figur 6 abgebildeten Galle, wobei deutlich zu sehen ist, dass die Kalluspfropfen aus den Markstrahlen nach Innen ausgewachsen sind. Auch in diesem Fall beteiligen sich die verholzten Zellen nicht an diesem Prozess.

Anders aber wird die Sache, wenn die Stengel beim Anfang der Infektion älter sind, sodass ein ganz geschlossener Holzring um das Mark herum gebildet ist. Mit diesen Gallen, die leider nicht soviel vorkommen, wie die vorigen, wollen wir uns noch etwas näher beschäftigen. Je nachdem die Raupe den Bohrgang nur im Zentrum oder auch mehr azentrisch ausgefressen hat, wird die Wand von anderen Zellenarten gebildet, wobei wir folgende Fälle gefunden haben. Ist der Stengel sehr kräftig, sodass auch das Mark gut entwickelt ist, so kann es vorkommen, dass die Raupe das Holz nicht berührt und die Wand ihres Ganges fast nur von Markzellen gebildet wird. Dann jedoch werden auch die Kalluspfropfen nur von den Markzellen geliefert. Ist der Stengel etwas dünner als im vorigen Falle, so wird die Raupe entweder nur einen Teil des Holzes, oder dieses ganz verzehren. Im letzteren Fall wird das Kambium

oder werden die Rindengewebe freigelegt, im ersteren Fall besteht die Wand der Gallenkammer nur aus Holz. Das Holz besteht aus Gefässen, aus Holzzellen und Holzfasern, deren Wände schon stark verholzt und schön getüpfelt sind. Wie Winkler [1]) schon mitteilt ist das Holzparenchym bei vielen Crotalaria-arten wenig entwickelt. Wird das Holz nun von der Raupe freigelegt, so können sich sowohl die Holzzellen, Holzfasern, ja bisweilen selbst auch die noch lebenden Gefässe an der Kallusbildung beteiligen. Speziell die Längsschnitte der untersten Gallenteile sind zum Studium dieser Kallusbildung sehr geeignet. In Figur 8 haben wir einen Teil des Gallenbodens abgebildet. Der Holzteil ist schwarz gezeichnet. Man erkennt die beiden jungen Kalluspfropfen, welche keilförmig nach unten ins Holz eindringen. In diesem Fall wurden diese Kallusgewebe nur aus Holzfasern gebildet. In Figur 10 findet man einen Teil der Figur 18 vergrössert abgebildet. Die Holzfasern mit ihren getüpfelten, verholzten Wänden werden auseinander gedrungen durch ein parenchymatisches Gewebe. Die Fasern in nächster Nähe dieser dünnwandigen Zellen sind nicht mehr so schön getüpfelt, ihre Wände verschwunden. In den Präparaten, die mit schwefelsaurem Anilin gefärbt waren, war dies noch deutlicher, sodass die Zellen oft ganz gefüllt erschienen von einer gelben Flüssigkeit. Oft findet man zerstreut im Zytoplasma runde Tropfen eines Stoffes, der sich hellgelb gefärbt hat. In der Umgebung dieses Kallus werden also auch die anderen Holzfasern mehr und mehr dünnwandig, der Holzstoff wird wieder gelöst. Die sechs untersten dünnwandigen Zellen aus Figur 10 waren wahrscheinlich aus zwei Holzfasern gebildet. Noch interessanter ist Figur 11. Hier ist eine Holzfaser abgebildet, die inmitten der übri-

1) F. Winkler. Beitr. z. vergl. Anat. der Gatt. Grotalaria und Prioritropis. Inaug. Dissertat. Erlangen 1901. Seite 20.

gen noch verholzten Fasern schon deutlich dünnwandig geworden war. Das Zytoplasma, das unter Einfluss des Alkohols etwas kollabiert ist, war trübe von den grossen, sich mit schwefelsaurem Anilin färbenden Tropfen, sodass die Kerne nicht zu sehen waren. Diese Holzfaser weist ausserdem eine Querwand auf. Die so geteilte Faser liegt nun zwei Fasern weit von dem Boden der Galle entfernt, die höherliegenden Fasern sterben ab und werden braun, sie werden bald von den sich entwickelnden Kalluszellen aufgehoben und endlich zerrissen. Noch lange findet man sie auf der Oberfläche der Kalluspfropfen liegen.

Auch die Holzparenchymfasern können sich an dieser Kallusbildung beteiligen. Ja selbst die Gefässe, welche schon verholzte Wände besitzen, können dünnwandig werden und sich teilen. Es ist also ohne Zweifel, dass alle lebenden Elemente des Holzes sich an der Kallusbildung beteiligen können. Nur einige Male fanden wir Thyllenentwicklungen; diese haben an der Kallusbildung weiter keinen Anteil.

Selbst die noch lebenden, aber schon stark verholzten Bastfasern werden oft dünnwandig, wenn sie in der Nähe der Gallenkammerwand zu liegen kommen. Die Wände der Faser zerfliessen und ihr Inneres füllt sich ganz mit feinen, sich mit schwefelsaurem Anilin färbenden Körnern (Figur 13, 14 und 15). In Figur 13 ist die rechte Bastfaser schon geteilt, man sieht aber, dass die Wände noch verdickte Stellen aufweisen.

Während sich bei der Crotalariagalle auch verholzte Gewebe an der Kallusbildung beteiligen können, ist dies bei der Erythrina- und Nicotianagalle nicht der Fall. Bei der Erythrinagalle [1]) kamen in der Wandbekleidung

---

1) W. u. J. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Anat. u. Entw. d. Galle auf Erythrina lithosperma Miq. etc. Recueil d. trav. bot. Néerlandais. Vol. VI, 1909. Seite 86.

der Larvenkammer, auch wenn die Larve alle Mark- und primären Nährzellen verzehrt hatte, immer die dünnwandigen Elemente der Markstrahlen vor. Diese Elemente lieferten bei dieser Galle dann die Kalluspfropfen. Die Nicotianastengel werden in sehr jugendlichen Stadien infiziert, wenn die primären Gefässe noch nicht einmal ausgebildet sind. Immer sind es dünnwandige Zellen, seien es die des Markes, oder die der Zentralzylinderanlagen, welche den Nahrungskallus liefern. Während nun die Zellen des Kallus bei der Crotalaria-Galle, aus welchen Geweben sie auch ihren Ursprung nahmen, einander völlig ähnlich sahen, sind die beiden Kallusgewebe der Nicotianagalle, welche aus Markelementen oder Zentralzylinderlementen entstehen, voneinander grundverschieden. Die ersteren liefern einen grosszelligen Kallus, der wieder aus wasserreichen Zellen besteht. Die zweiten geben ein sehr kleinzelliges Gewebe, dessen Zellen mit sehr viel Zytoplasma gefüllt erscheinen.

Auch im Bohrkanal der Larve kann dann und wann Kallus entstehen. In den meisten Fällen gräbt die Raupe sich einen Weg, sobald sie aus dem Blattstiel in den Stengel angekommen ist, welcher quer zur Längsachse des Stengels bis in das Mark verläuft. Von nun ab frisst die Raupe einen Kanal, der nach oben und unten im Marke des Stengels zur Larvenkammer wird. Die Stelle des Bohrkanales, an der dieser in die Gallenkammer übergeht, also gerade dort, wo er den Zentralzylinder durchbohrt, kann Kallus erzeugen. Hier entsteht aber kein üppiges Kallusgewebe. Einige Wandzellen des Bohrkanales werden grösser, und bilden kleine Zellketten von ungefähr zwei oder drei Zellen. Siehe Figur 21. Noch merkwürdiger ist der in Figur 20 abgebildete Fall. In dieser Galle war die Raupe, wenn sie aus dem Blattstiel kam, nicht direkt ins Mark weitergedrungen, sondern sie hatte einen sehr langen englümigen Kanal nach unten ausgegraben, der ungefähr in der

Zentralzylinderanlage und immer paralel mit der Längsachse des Stengels verlief. Erst als sie sehr fern nach unten vorgerückt war, bildete sei eine Kammer im Marke. In diesem Kanal, speziell an der Unterseite, sind nun eigentümliche Zellen entstanden. Über die ganze Länge des Kanales bildeten sich üppige Kalluspfropfen. Die Wand des Bohrkanales bestand zum Teil aus parenchymatischen Zellen, zum Teil aus solchen des Gefässbündelringes. Nur die letzteren beteiligten sich an der Kallusbildung. Auf einem Querschnitt der Galle, sah man von beiden Seiten des Kanaldurchschnittes einen Kalluspfropfen nach innen vordringen. (Figur 19). Diese Kallusgewebe waren den im Innern der Larvenkammer bei anderen Gallen entstandenen sehr ähnlich, und waren kleinzellig. Mehr nach unten war die Kallusbildung nicht so reichlich entwickelt, und traten andere Zellenformen auf; ganz unten im Stengel entstanden keine hyperplastischen, sondern hypertrophischen Gewebe. Die primären Gefässbündel waren schon ausgebildet und verholzt (Figur 20 Xy). Die noch nicht verholzten Zellen teilten sich nun nicht, sondern verlängerten und vergrösserten sich enorm. So entstanden lange keulenförmige oft selbst flaschenförmig-verdickte Zellen, welche in dichten Knäueln das Lumen des Bohrkanales beinahe ausfüllten. Merkwürdig war hierbei, dass die Wände der hypertrophierten Zellen verholzt und schön getüpfelt waren. Auch Küster[1]) nennt einen Fall, wo hypertrophierte Zellen aus dem Wundrande eines Cattleyablattes Membranverdickungen aufwiesen.

Es ist natürlich nicht sehr leicht, sicher auszufinden, warum im untern Teil des Bohrkanales hypertrophische und übrigens hyperplastische Gewebe entstanden sind. Der Bohrkanal zerstört einen Teil des Zentralzylinders, sodass

1) E. Küster. Pathol. Pflanzen-Anatomie 1903. Seite 95. Figur 26.

das Wasser an dieser Stelle wahrscheinlich nicht schnell aufsteigen kann. An der Unterseite des Kanales kann also eine reichere Wassermenge vorhanden sein als in den mehr nach oben gelegenen Teilen. Auch andere Fälle sind schon bekannt, die zeigen dass in feuchter Luft die Bildung von Hypertrophien sehr gefördert wird.

Die verschiedenen Ansichten über Kallus und Kallusbildung sind in letzter Zeit von Küster[1]), Krieg[2]) und Lodewijks[3]) ausführlich besprochen. In den Publikationen dieser drei Forscher kann man die Litteratur der verschiedenen Untersucher, welche über Kallus gearbeitet haben, nachschlagen. Wie zu erwarten war, sind die verschiedenen Autoren über die Frage, welche Gewebe sich an der Kallusbildung beteiligen und welche nicht, sehr verschiedener Meinung.

Fasst man die Ansichten der verschiedenen Forscher kurz zusammen, so kommt man zu dem Resultate, dass fast alle die Entwicklung von Kallus aus Elementen des Kambiums, der jungen Rinde und der jungen Markzellen gefunden haben. Über die Beteiligung der anderen Gewebearten sind die Meinungen mehr oder weniger geteilt. Massart[4]), Küster und Lodewijks sind der Ansicht, dass alle lebenden Gewebezellen im Stande sind Kallus zu bilden. Küster[5]) behauptet aber, dass man bei den Zellen des Holzparenchymes kaum noch von der Fähigkeit,

1) E. Küster. Pathol. Pflanzen-Anatomie 1903. Seite 153 u. f.

2) A. Krieg. Beitr. zur Kenntn. der Kallus und Wandholzbildung geringelter Zweige, Würzburg 1908.

3) J. A. Lodewijks. Vegetatieve Vermenigvuldiging van Oenothera's. Inaug. Dissertation, Amsterdam 1908. Seite 52 u. f.

4) J. Massart. La cicatrisation chez les végétaux. Mém. cour. de l'Ac. de sciences de Belgique, 1898. Tome LVII.

5) E. Küster, l. c. Seite 162.

einen Kallus zu bilden, sprechen könne. Lodewijks, der *Oenothera*-Stecklinge und *Taraxacum*-Wurzeln untersuchte, hat sich speziell die Frage gestellt, welchen Anteil die Holzelemente an der Kallusbildung haben, und kam zu den Resultaten dass alle lebenden Elemente des Holzes zur Bildung von Kallus im Stande sind. Auch die Zellen des Holzparenchyms bilden kleine Zellengruppen, welche aus der Schnittfläche emporwachsen und dieser eine eigentümlich glänzende Oberfläche verleihen.

In den meisten Fällen sind die Untersuchungen über Kallus an Stecklingen gemacht worden. Die ganze Schnittfläche mit all ihren Elementen wird dabei freigelegt. Diese Elemente besitzen aber gar nicht alle dieselbe Fähigkeit Kallus zu bilden. Einige tun es äusserst leicht, andere hingegen um so schwerer. Es ist also ohne weiteres klar, dass gewöhnlich die ersteren Kallus bilden, während die letzteren sich wenig, oder gar nicht an diesem Prozess beteiligen. Von allen Geweben ist das Kambium dasjenige, das am ehesten Kalluṣzellen liefert; oft nur durch mannigfaches Einschneiden der von diesem Gewebe gebildeten Pfropfen können dann auch andere Gewebezellen zur reichlichen Kallusbildung getrieben werden. Wir haben hier also eine Art Korrelation vor uns. Durch die Üppigkeit, womit die Kambiumzellen wuchern, wird das Entwicklen von Kallus aus anderen Gewebearten verzögert, ja sogar ganz gehemmt. Verschiedene Zellen, wie die Elemente des Holzes, beteiligen sich denn auch fast nicht bei der Kallusbildung. Ausserdem verhalten sich nicht alle Pflanzen in dieser Hinsicht gleich. Man muss also sehr vorsichtig sein, wenn man aus diesen Untersuchungen Schlüsse ziehen will, über die Fähigkeit zur Kallusbildung bei den verschiedenen Gewebearten.

Diese ganze Frage würde viel klarer zu behandelen sein, wenn man im Stande wäre, die Versuche so anzustellen,

dass nur ein bestimmtes Gewebe mit Ausschaltung aller anderen, sich entwickeln könnte. Begreiflicherweise lässt sich das leichter sagen, als experimentell ausführen. Ganz anders wird die Sache, wenn ein Tier die Experimente für uns übernimmt. Tiere arbeiten ungemein feiner.

Die Raupe von *Grapholita subrufillana* frisst sich einen Kanal im Innern des Stengels. Die Wand dieses Kanales ist die einzige Stelle, wo sich Kallus entwickeln kann. Jedesmal wird also eine Gewebeart freigelegt, und mit Ausschaltung aller anderen zur Kallusbildung getrieben. Speziell das Kambium, das bei den meisten Experimenten die Entwicklung von anderen Gewebearten sehr hemmt, wird bei dieser Galle in den meisten Fällen von der Kallusbildung ausgeschlossen. Kommt das Kambium frei, so entwickelt es sich auch hier rasch und stark.

Bisweilen kommt es vor, dass die Larve auf den Boden der Galle, speziell wenn der Stengel sehr dünn ist, verschiedene Gewebe neben einander freilegt. Ist der Boden nicht nur vom Mark und Holz sondern auch von Kambium gebildet, dann entwickelt sich nur dieses letztere Gewebe. Die Kambialkalluspfropfen überwucheren den ganzen Boden, wie man in Figur 7 sehen kann. In allen anderen Fällen wirkt der Reiz zur Kallusbildung nur auf eine Gewebeart. Hierdurch werden die Resultate um so wertvoller. Aus diesen Untersuchungen ist also klar zu ersehen dass alle Elemente eines Pflanzenteiles im Stande sind sich an der Kallusbildung zu beteiligen; dass aber die eine Gewebeart ungemein schneller auf den Kallusreiz antwortet, geht klar hervor aus den vielen Untersuchungen, welche bereits über diesen Punkt vorliegen. Hieraus folgt, dass alle lebenden Zellen einer Pflanze noch andere als die gerade für ihr Leben notwendigen Qualitäten besitzen müssen. Für die Kambiumzellen, die noch embryonal sind, ist dies ohne weiteres klar, bei den anderen Gewebezellen ist dies nur

durch Experimente zu beweisen, und ist jeder Beweis sehr willkommen. Um so jünger die Zellen sind, desto bequemer können sie sich in einer anderen Richtung, als die gewöhnliche entwickeln. Man kommt dadurch von selbst zu der Einsicht, dass in den jungen Zellen die verschiedenen Eigenschaften noch anders gruppiert sind, als bei den älteren. Über die Weise wie man sich diese Gruppierung vorstellen soll, ist zur Zeit noch nicht gut zu diskutieren. Vielleicht, dass auch hierbei die Korrelation eine Rolle spielt, dass also Eigenschaften, die fortwährend im Leben einer Zelle nötig sind, sich bequemer entwickeln, als die, welche meistens latent bleiben. Dass also gerade die Entwicklung der letzteren (latenten) von der üppigen Entwicklung der ersteren (aktiven) gehemmt wird.

RESULTATE.

1. Die Gewebe der vier von uns untersuchten Markgallen entstehen alle durch Weiterdifferenzierung der Zellen des jungen Stengels, ohne dass diese erst ein Kallusähnliches Gewebe (Plastem) gebildet haben.
2. Bei der Stephania-Galle beruht die Vergrösserung des Stengels zuerst nur auf Zelldehnung, erst später kommt auch Zellvermehrung dazu. Bei der Entwicklung der anderen Gallen arbeiten beide Prozesse zu gleicher Zeit.
3. Diese Gallen bestehen zum grössten Teil aus parenchymatischen Geweben, die sich aus dem Marke, den Rindenzellen und Markstrahlen der infizierten Stengel entwickeln.
4. Bei der Stephania-Galle wird die Nahrung für die Larve von den veränderten Markzellen geliefert, bei der Crotalaria- und bei der Nicotiana-Galle entsteht ein echter Nahrungskallus. Die Larven der Cucurbitaceen-Gallen, Cecidomyiden, leben vom Myzel eines Pilzes, das die Kammerwand bekleidet.
5. In einem Fall entstanden in dem Bohrgang der Raupe der Nicotiana-Galle hypertrophische Gewebe am unteren Teil und hyperplastische Gewebe am oberen Teil. Die hypertrophierten Zellen zeigten deutlich getüpfelte Wände.
6. Alle lebenden Elemente einer Pflanze sind im stande Kallus zu bilden.
7. Auf der Oberfläche der alten Stephania-Galle entstehen Lentizellen, wie wir solche bei den normalen Pflanzen nicht auffinden konnten.

8. Die Markgallen entwickeln sich fast immer radial um eine Symmetrieachse; nur wenn zur Zeit der Infektion im Stengel eine ganz geschlossene Bastfaserscheide vorkommt, ohne bestimmte schwache Stellen, entsteht eine Galle, die eine Symmetriefläche besitzt.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

7. Längsschnitt einer jungen Crotalariagalle, worin die Kalluswucherungen aus dem Kambium zu sehen sind. h. = Holz. cam. = Kambium. × 10.
8. Längsschnitt des Gallenbodens von Crotalaria. Die beiden ganz jungen Kalluspfropfen entwickeln sich aus dem Holz, das schwarz gezeichnet ist. × 60.
9. Stengelgalle von einer Fliege auf Stephania discolor Spreng. gebildet. × 1.
10. Crotalariagalle. Entstehung von Kalluszellen aus lebenden Holzfasern. Cal. = Kallus. K. = Kern × 250.
11. Crotalariagalle. Eine Holzfaser, die dünnwandig geworden ist und sich geteilt hat. Cal. = Kallus. × 250.
12. Von einer Cecidomyide gebildete Stengelgalle auf Coccinea cordifolia Cogn. × 1½.
13. Bastfasern, die sich bei der Kallusbildung beteiligen. Die rechte Faser ist zum Teil schon dünnwandig geworden und hat sich geteilt. Unterste Faser mit Körner gefüllt. × 200.
14. Bastfaser im Querschnitt. Eine Faser ist zum Teil dünnwandig geworden. Die andere ist gefüllt mit Körner, die sich mit schwefelsaurem Anilin gelb gefärbt haben. × 200.
15. Wie bei der vorigen Figur. Faser noch nicht dünnwandig geworden. × 200.

16. Lentizelle auf einem erwachsenen Stengel von Stephania discolor. × 50.
17. Lentizelle auf einer erwachsenen Galle auf Stephania discolor. × 50.
18. Eine Galle, die von Lita solanella auf einer jungen Pflanze von Nicotiana Tabacum gebildet worden war. Nat. Grösse.
19. Querschnitt der in der vorigen Figur abgebildeten Galle. In dem Bohrkanal der Raupe ist eine Kallushyperplasie entstanden. L. H. = Larvenhöhle. × 10.
20. Hypertrophische Zellen mit getüpfelten Wänden, welche im unteren Teil des in der vorigen Figur abgebildeten Bohrkanales entstanden sind. Xy. = Xylem. × 250.
21. Die Wandzellen aus dem unteren Teil eines Frassganges bilden kleine Zellenketten. × 250.
22. Teil eines Querschnittes durch die Zentralzylinderanlage eines jungen Nicotianastengels. Ph. = Gruppen von Zellen, welche die inneren Phloeme liefern. M. = Markzellen. R. = Rindenparenchym. × 150.

Durch ein Versehen ist die Vergrösserung der Figuren im Texte unrichtig angegeben. Die Figuren 1, 2, 3 und 4 sind 40 Mal, die Figuren 5 und 6 sind 12 Mal vergrössert.

Das β-Xantophyll als Blütenfarbstoff in der Gattung Oenothera

von

Dr. J. A. HONING. — Medan-Sumatra.

(Mit Tafel II.)

Als Herr Dr. L. Blaringhem aus Paris einige photographische Aufnahmen von *Oenothera*-Arten im Versuchsgarten des Herrn Prof. Dr. Hugo de Vries gemacht hatte und die Projectionsbilder auf dem Tuche standen, sah man, dass die Blüten ein „schwarzes Herz" zeigten. Und ältere Photographien, wie z. B. in der Mutationstheorie (Bd. I, S. 152 und 227) liessen, wenn auch etwas weniger deutlich, dasselbe sehen.

Was war die Ursache? Denn an den lebenden Blüten kann das Auge an der Basis der Blütenblätter kaum eine etwas grünlich gelbe Stelle erkennen.

Weil es mir ganz gut gelang, auf einer Photographie die Basis der Petalen schwarz gegen einen fast weissen Randteil abgegrenzt zu erhalten, wenn nur die gewöhnlichen, nicht-isochromatischen Platten verwendet, aber weniger gut, wenn Erythrosin-Platten verwendet wurden, so war es klar, dass „etwas" in der Basis die chemischen Strahlen stark absorbierte.

Frische Blütenblätter, oder trockene, bei durchfallendem Licht mit Milchglas, oder bei auffallendem Licht mit

schwarzem Sammet als Hintergrund photographiert, geben immer dasselbe Bild. Obwohl die dunklen Flecken über kleine Strecken die Nerven entlang laufen, so sind die an der Basis dicht nebeneinander fächerförmig auseinander gehenden Gefässbündel doch nicht die Ursache. Denn die erwähnten dunklen Ausläufer sind einige Male breiter als diese letzteren, was am besten gesehen werden kann, wenn man ein in Alcohol entfärbtes Blütenblatt als Negativ auf Bromsilberpapier kopiert und den Abdruck mit demjenigen eines nicht entfärbten Blütenblattes vergleicht, oder mit einer Photographie. (Siehe die Fig. 1, 2 und 3.)

Da solche in Alcohol entfärbten Blütenblätter nicht rein weiss waren, besonders die Gefässbündel nicht, und an einem Querschnitt der Holzteil der Fibrovasalbündel und auch das Collenchym unter der Epidermis sich gelblich zeigten, versuchte ich mit Säuren die letzten Spuren dieses Farbstoffes wegzunehmen, aber umsonst. Mit Alkalien, Ammoniak und Kalilauge, wurde die Farbe plötzlich orange-gelb. Das war keine Carotinreaktion und so wusste ich, dass ausser dem Carotin im Alcoholauszug auch noch ein anderer Stoff zu finden war.

Verdünnte Kalilauge oder Ammoniak — noch schneller wirken alcoholische Kalilauge oder ammoniakalischer Alcohol — rufen an frischen Blütenblättern dieselbe Orangefarbung zum Vorschein und genau an jener Stelle, welche den auf der Photographie schwarzen Basalflecken mit schwarzen Ausläufern die Nerven entlang entspricht.

Die Färbung, die sich auf die Epidermis beschränkt, auch wenn man diese losreisst und so die Lösungen auf das unterliegende Parenchym einwirken lässt, erinnerte an die von Kohl[1]) mitgeteilten β-Xanthophyllreaktionen

1) Kohl, F. G. Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. 1902. S. 142.

und darum versuchte ich auch als dritte Reaktion jene mit Schwefelsäure. Eine Braunfärbung trat unmittelbar als positives Resultat ein. Man braucht nur ein Stückchen Epidermis abzuziehen, trocken auf ein Objektglas auszubreiten und einen Tropfen starker Schwefelsäure zuzusetzen und der Basalteil wird braun. Zugleich zeigt der Randteil die für das Carotin karakteristische Blaufärbung, also zwei Reaktionen mit einem Reagenz an demselben Präparat.

Zuverlässiger für die Erkennung als solche Färbereaktionen ist das Spectrum. Das β-Xanthophyll gibt nur Endabsorption, anfangend etwa bei *G* Fraunhofer, aber abhängig von dem Lösungsmittel, der Concentration und der Schichtdicke; das Carotin zeigt drei Bänder zwischen *F* und *h*. Ein Alcoholauszug der Basalteile zeigte mir beide, die drei Carotinbänder und Endabsorption, ein solcher der Randteile nur die Bänder.

Dass das β-Xanthophyll nur auf den Basalteil beschränkt ist, zeigt sich auch bei der Capillaranalyse.[1]) Aus dem Randteilauszug steigt nur ein gelber Farbstoff auf in das Fliesspapier, welches sich nach dem Trocknen, mit H_2SO_4 blau färbt. Aus dem Basalteilauszug steigt das β-Xantophyll am höchsten und gibt sofort die genannten Färbereaktionen; das Carotin ist viel weniger schnell und bleibt weit zurück.

In Abweichung von der Regel ist das β-Xanthophyll an Chromatophoren gebunden, der Zellsaft ist farblos oder rot, niemals gelb. Plasmolyse macht die Farbstoffträger noch deutlicher, besonders wenn man *Oenothera*-Arten

---

1) Goppelsroeder, Fr. Capillaranalyse beruhend auf Capillaritäts- und Adsorptionserscheinungen, 1901, oder: Anregung zum Studium der auf Capillaritäts- und Adsorptionserscheinungen beruhenden Capillaranalyse. 1906.

wöhl — wie z. B. *O. campylocarpa* — mit Anthocyan in der Epidermis. Dann sieht man die nach und nach intensiver rot werdenden Vacuolen umgeben von den gelben Chromatophoren. Wenn aber die Zellen getötet sind mit Ammoniak verbreitet sich sofort die mehr dunkle Farbe über die ganze Zelle, auch durch die Vacuolen.

Man muss annehmen, dass der, nur eine Zelle dicke, Farbenfilter schon hinreicht, um die activen Strahlen zu absorbieren und dass die grösste Quantität des auf die Blüten fallenden Lichtes erst in die Blütenblätter eindringt und dann zurückgeworfen wird. Letzteres ist sicher der Fall, sonst gäbe es keine weisse und dunkelgefärbte Blumen. Und dass wirklich die einzige Zellschicht so kräftig das Blau und Violett absorbiert, zeigte ich dadurch dass ich die leicht abtrennbare Epidermis gesondert photographierte. Am besten gelingt es, wenn die Oberhaut auf ein Objektglas gestreckt wird wie Paraffinschnitte, aber nicht mit Wasser, weil dieses zu langsam verdunstet, das β-Xanthophyll löst und über das ganze Präparat verbreitet. Alcohol löst zu schnell, mit Xylol geht es ganz gut. (Fig. 4, *a* und *b*).

Sehr deutlich wird auch das Bild von der Epidermis von *O. Drummondi nana alba*, welche als eine Verlust-Varietät der gelben *O. Drummondi nana* aufzufassen ist: ihr fehlt nämlich das Carotin, sie hat aber das β-Xantophyll behalten. (Fig. 4, *c*).

An einem im Wasser gelegten Querschnitt durch ein frisches Blütenblatt absorbieren die Stärkekörner der unvollständigen Stärkescheide ausserhalb der Gefässbündel das β-Xantophyll und sie werden grünlich. Weizenstärke absorbiert ebenso.

Bei Arten mit roten Basalflecken — wie *O. campylocarpa* — kann man, wie oben mitgeteilt, plasmolytisch in der Zelle das Anthocyan und das β-Xantophyll scheiden. (Fig. 6). Auch ist es möglich, die sonst vom Anthocyan verdeckte

Orangefärbung mit Ammoniak zu bekommen wenn man die Epidermis kurze Zeit in Alcohol legt, bis das schneller lösliche Anthocyan verschwunden ist, und dann in ammoniakalischen Alcohol überträgt.

Es gibt auch noch eine Art, *O. Sellowi*, bei welcher der rote Basalfleck klein ist, kleiner als der β-Xanthophyllfleck, sodass mit Ammoniak der Basalteil um einen grünlich-blauen Fleck einen orangen Rand mit Ausläufern zeigt.

Ein Umstand, der vielleicht auch noch den Randteil ein wenig heller macht, ist das Vorkommen von zerstreuten helleren Zellen mit blasseren Chromatophoren, welche auch mit Schwefelsäure blau werden, also Carotin enthalten, und vielleicht auch eine Spur β-Xanthophyll; wenigstens mit Ammoniak werden sie ein wenig dunkler; aber die Farbe teilt sich nicht an die Umgebung mit. Es mag sein, dass auch die übrigen stark carotinführenden Chromatophoren verdeckt noch solche ganz geringe Quantitäten β-Xanthophyll besitzen und dass der Unterschied nur quantitativ ist; weitere Beweise dafür habe ich bis jetzt nicht. Eigentümlicherweise sind die blasseren Zellen breiter als die mehr gelben, anscheinend auf Kosten dieser letzteren. Sie besitzen denn auch höheren Turgor; sie plasmolysieren immer später als die schmalen Nachbarzellen.

Ebenso wie die Epidermis an beiden Seiten der Petalen enthält jene der Staubfäden β-Xanthophyll und die Filamente werden auch beim Photographieren dunkel. Aber die Pollenkörner, obwohl sie auch dieselben Reaktionen zeigen, werden doch hell infolge des grossen Quantums Luft zwischen den Körnern.

Während das Licht beim Photographieren der Epidermis nur einmal durch die absorbierende Schicht geht, haben die Strahlen beim Anfertigen einer Blütenaufnahme

dieselbe zweimal passiert. Darum kann der Unterschied zwischen Rand- und Basalteil an einem Blütenbild auch grösser sein.

Die untersuchten Arten sind:

Oenothera Lamarckiana Ser.
biennis L.
muricata L.
cruciata.
biennis „Chicago" d. V.
gigas d. V.
rubrinervis d. V.
lata d. V.
speciosa Nutt.
macrocarpa.
missouriensis Sims.
Drummondi.
Drummondi nana.
Drummondi nana alba.
campylocarpa.
campylocarpa grandiflora.
Sellowi.

Also Arten sowohl aus der Untergattung *Onagra* als aus *Euoenothera.*

In seiner Liste auf Seite 143 nennt Kohl die *Oenotheren* nicht.

LITERATUR.

1871. Prantl. Notiz über einen neuen Blütenfarbstoff. Bot. Ztg. Jahrg. 29.

1879. Hildebrand. Die Farben der Blüthen. Bot. Abhandl.

1885. Schimper. Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. w. Bot.

1887. Arnaud. Dosage de la carotine contenue dans les feuilles des végétaux. Compt. rend. T. 104.

1889. ——— Recherches sur la carotine. Son rôle physiologique probable dans la feuille. Compt. rend. T. 109.

1896. Tschirch. Der Quarzspektrograph und einige damit vorgenommene Untersuchungen von Pflanzenfarbstoffen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XIV.

1901. Goppelsroeder. Kapillaranalyse.

1902. Kohl. Untersuchungen über das Carotin.

1903. Schunck. The Xanthophyl Group of yellow colouring matters. Proc. Roy. Soc. 72.

1904. Tschirsch. Vergleichend spektralanalytische Untersuchungen der natürlichen und künstlichen gelben Farbstoffe mit Hilfe des Quarzspektrographen. Ber. d. deutsch. bot. Ges.

1905. Czapek. Biochemie der Pflanzen.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Fig. 1. *Oenothera rubrinervis.*

Fig. 2. Abdruck von trockenen Blütenblättern von *O. rubrinervis* (oben) und *O. Lamarckiana* (unten).

Fig. 3. Abdruck von in Alcohol entfärbten Blütenblättern von *O. gigas.*

Fig. 4. *a.* Epidermis von einem *O. gigas*-Blütenblatt, gestreckt mit Wasser.

b. dasselbe, gestreckt mit Xylol.

c. dasselbe von *O. Drummondi nana alba.*

d. einige Kubikcentimeter eines verdünnten Alcoholauszuges aus Basalteilen von *O. gigas*-Blütenblättern in einem Uhrglas eingedampft.

Fig. 5. Epidermis der Oberseite des Randteils eines Blütenblattes von *O. gigas.*

Fig 6. Epidermis der Oberseite des Basalteils eines Blütenblattes von *O. campylocarpa.* Plasmolyse mittelst 10 % KNO_3.

Untersuchungen an Oenothera-Früchten und Samen

von

Dr. J. A. HONING.

Mit 2 Textfiguren.

Um die Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und Samen übersichtlich zusammen zu stellen, fertigte ich für jede untersuchte Ähre eine Tabelle an, in welcher die Anzahl der Narbenlappen und der Fruchtscheidewände, die Länge und das Gewicht der Früchte, die Anzahl der Samen und der gekeimten Samen eingetragen wurden. Ein Beispiel mag dies erlautern:

TABELLE I.

O. RUBRINERVIS. A 7.

Frucht.	Zahl der Narbenlappen.	Zahl der Scheidewände.	Länge in mm.	Gewicht in cgr.	Zahl der Samen.	Zahl der gekeimten Samen.	Zahl der Samen pro 5 Fr.	Gekeimte Samen pro 5 Fr.
1	8	4	37	30	353	98	—	—
2	8	4	35	30	280	56	—	—
3	8	4	36	31	397	255	1919	903
4	6	4	36	36	491	310	—	= 47 %
5	8	4	36	34	398	184	—	—
6	8	4	36	31	387	214	—	—
7	6	4	36	37	429	200	—	—

usw.

Daraus ist zu ersehen, dass die Arbeit, als Teil einer grösseren Untersuchung unternommen, um *Oenothera*-Bastarde mit den Eltern vergleichen zu können, grösstenteils eine statistische war. Für den ursprünglichen Zweck waren die Resultate jedoch im Vergleich zur geleisteten Arbeit fast winzig klein: glücklicherweise aber gaben sie Veranlassung zu weiteren physiologischen Versuchen mit ganz ungedachtem Erfolg, weshalb dieser Teil gesondert publiciert wird.

In „Mutabiliteit en Variabiliteit" hat Schouten[1] u.a. statistische Untersuchungen über die Zahl der Narbenlappen mitgeteilt. Auf Anregung von Prof. Hugo de Vries habe ich untersucht, ob es eine Correlation gibt zwischen der Zahl der Narbenlappen und jener der Fruchtscheidewände. Dies konnte leicht mituntersucht werden mit der Variabilität der Ähre. Da der Boden, welche meine Pflanze trug, viel reicher war als jener von Schouten, wurden die Gruppen der Blüten 1—5, 6—10, 11—15 fortgesetzt bis 25, um die Maxima nicht zu verlieren.

Die untersuchten Arten und Bastarden sind:

Oenothera Lamarckiana.
„ *rubrinervis.*
„ *blanda.*
„ *biennis.*
„ *muricata.*
„ *Lamarckiana* × *biennis.* 3 Gen.
„ *Lamarckiana* × *biennis sulphurea.*
„ *blanda* × *Lamarckiana.*
„ *muricata* × *Lamarckiana laeta.* 2 Gen.
„ „ × „ *velutina.* 4 Gen.

Die Pflanzen standen auf Beeten, in vier nicht alter-

1) Schouten. S. R. Mutabiliteit en Variabiliteit. Dissertatie. Amsterdam, 1908.

nierenden Reihen, mit A, B, C und D bezeichnet; A und D waren also Aussenreihen; die Pflanzen in jeder Reihe wurden numeriert 1, 2, 3 u. s. w. von Nord bis Süd. An den Pflanzen der Aussenreihen wurden alle Zweige weggeschnitten, wodurch alle Nahrung dem Hauptstengel gespendet werden konnte und wodurch auch die Innenreihen viel mehr Licht bekamen. Infolge dieser Operation waren die Pflanzen der Reihen A und D durchschnittlich 2 bis 3 dm höher als die der B und C-reihen.

Kreuz- und Selbstbefruchtung wurden gesichert mittelst Pergamindüten, wie im Versuchsgarten von Prof. de Vries. Alle Bestäubungen, auch die Selbstbestäubungen, wurden vorgenommen an Knospen, welche sich voraussichtlich am folgenden Abend öffnen würden. Zugleich notierte ich die Anzahl Narbenlappen.

Weil es unmöglich war von allen Früchten, etwa 3400, die Samen zu zählen und keimen zu lassen, sind von nur zwei *Lamarckiana*-Ähren, einer aus einer Aussenreihe und einer aus einer Innenreihe, A3 und B5, alle Früchte und Samen gesondert behandelt; ebenso zwei *O. rubrinervis*, A7 und B4, eine *O. blanda* A4, und eine *O. biennis* A1, zusammen schon 167 Früchte mit 45445 Samen. Von den übrigen *O. Lamarckiana*, *rubrinervis* und *blanda* sind alle Früchte gesondert gemessen und gewogen; der Kürze halben mass ich von *O. biennis* und den Bastarden die Früchte nur teilweise und wurde das Gewicht der Früchte zu je fünf bestimmt und ebenso das Samengewicht.

Die Länge und das Gewicht der Früchte. Die Zahlen der Tabelle II sind die Durchschnittszahlen von 2—5, meistens 4 Ähren. Nur in drei Fällen, mit * * bezeichnet, gab es nur eine einzige Ähre. Die Zahlen mit * deuten auf Früchte, welche sich vergleichen lassen mit den Früchten 46—55, jedoch andere Nummern haben, z. B. waren bei der schnell blühenden *O. Lamarckiana* × *biennis*

die Blüten 56—65 bestäubt (und in der dritten Gruppe 86—95), bei *O. muricata* × *Lamarckiana laeta* 51—60, bei *O. muricata* × *Lamarckiana velutina* 41—50.

TABELLE II.

Durchschnittslänge und gewicht der trockenen früchte.

Art oder Bastard.	Reihen.	Durchschn. Länge in mm.			Durchschn. Gewicht in cgr.		
		Fr. 1—25	Fr. 46—55	Fr. 71—80	Fr. 1—25	Fr. 46—55	Fr. 71—80
Lam. . . .	Innenreihe	28	24	27	20	17	**20
„ . . .	Aussenreihe	34	31	31	34	34	29
rubr. . . .	Innenreihe	32	25	—	26	21	—
„ . . .	Aussenreihe	36	32	—	34	32	—
blanda . . .	Innenreihe	34	27	—	26	20	—
„ . . .	Aussenreihe	39	32	—	33	28	—
biennis . . .	Innenreihe	29	*28	—	27	26	—
„ . . .	Aussenreihe	34	31	—	33	33	—
Lam. × bien. .	Innenreihe	30	*21	—	18	*15	—
3. Gen. . . .	Aussenreihe	32	27	*28	23	21	*15
Lam. × bien. .	Innenreihe	—	—	—	24	20	**12
sulph. . . .	Aussenreihe	—	—	—	23	20	**18
blanda × . .	Innenreihe	—	—	—	26	22	—
Lam.. . . .	Aussenreihe	—	—	—	39	35	42
mur. × Lam. .	Innenreihe	23	*20	—	12	*11	—
laeta 2. Gen.	Aussenreihe	26	22	—	14	13	—
mur. × Lam. .	Innenreihe	24	*25	—	11	*18	—
velu. 4. Gen.	Aussenreihe	25	27	—	15	23	—

Mit *O. Lamarckiana* × *biennis sulphurea* als einzige kleine Ausnahme sind die Früchte der nicht verzweigten Exemplare durchschnittlich grösser und schwerer als jene der verzweigten. Der Unterschied in Gewicht ist meistens grösser als jener in Länge (vergl. z. B. *O. Lamarckiana*).

Der Reihe *O. Lamarckiana, rubrinervis, blanda* nach sind die Früchte immer länger, doch nicht schwerer.

Auf den ersten Anblick würde man nicht denken, dass die *rubrinervis*-Früchte durchschnittlich noch um etwas grösser sind als die der *Lamarckiana*. Die Erklärung findet man in der Fruchtform. Die *rubrinervis*-Frucht, und zwar die trockene verhältnismässig noch mehr als die grüne, ist unten dick und verjüngt sich nach oben, die *O. Lamarckiana* hat mehr cylindrische Früchte.

Die Unterschiede zwischen *O. Lamarckiana* und *O. biennis* sind in den Aussenreihen klein. Besonders in Gewicht stehen die Bastarde *O. Lamarckiana* × *biennis* und × *biennis sulphurea* weit hinter den Eltern zurück.

O. blanda × *Lamarckiana* hat die Früchte der dritten Gruppe, 71—80, sogar noch schwerer als die der ersten und zweiten, 42 cgr gegenüber 39 und 35. Dasselbe gilt für *O. muricata* × *Lamarckiana velutina*, deren Früchte 41—50 etwas grösser und viel schwerer sind als die ersten 25.

Auf 15 *Laeta*-Ähren von gleichen Eltern, benutzt für Kreuz- oder Selbstbestäubung, gab es nur zwei, deren untere zehn Knospen nicht teilweise taub waren, in drei Fällen war sogar der grösste Teil steril.

Auffallend ist die Tatsache, dass frei, d. h. von Insekten bestäubte Blüten aller Arten und Bastarde grössere und schwerere Früchte fortbringen als die künstlich bestäubten, sowohl bei Selbstbestäubung als bei Kreuzung. Und auch die Formen mit von den Antheren eingeschlossenen Narben, wie *O. biennis*, wobei die Bestäubung schon in den Knospen stattfindet, haben schwerere Früchte, wenn

man sie ihrem Schicksal überlässt als nach künstlich gesicherter Selbstbestäubung. Die Ursache ist unbekannt. Es wäre möglich, dass das Entfernen der Petalen schädlich ist, ebenso wie Becquerel[1]) für den Tabak gezeigt hat. Sehr gut können bei *Oenotheren* auch andere Einflüsse störend wirken, z. B. die höhere Temperatur in den geschlossenen Pergaminsäcken, das Wegschneiden der Staubfäden für Kreuzungen, und die Zeit der Bestäubung. Frei bestäubte Blüten hatten öfters wiederholten Insektenbesuch; hat ein Teil des Pollens schlecht gekeimt, so kann ein neues Quantum dies ausbesseren. Die künstlich bestäubte Blüte bekommt nur einmal Pollen, meistens in mehr als hinreichende Menge, aber man ist niemals sicher, dass nicht durch ungünstige Umstände ein Teil wirkungslos gemacht wird. Und weil die beste, die für die Befruchtung meist geeignete Zeit, unbekannt ist, so ist die Chance, sie gerade zu benutzen bei einmaliger Bestäubung immer geringer als bei wiederholter freier Bestäubung.

Nicht nur durch die Vergleichung einiger freibestäubten Ähren mit rein selbstbestäubten — individuelle Unterschiede könnten im Spiel sein — sondern auch durch Vergleichung an einer und derselben Pflanze kann man feststellen, dass höher in der Ähre gestellte freibestäubte Früchte länger und schwerer sind als niedriger gestellte selbstbestäubte. Während die Durchschnittslänge der Früchte 46—55 von den *O. blanda*-Ähren A 4 und D 3 30 und 32 mm ist und das Durchschnittsgewicht 25 und 24 cgr, sind die Zahlen für höhere freie Früchte 33 und 33 mm und 35 und 34 cgr. Ein anderes Beispiel ist *O. muricata* × *Lamarckiana laeta:* die Früchte 51—60

1) P. Becquerel. Sur un cas remarquable d'autotomie du pédoncule floral du Tabac provoqué par le traumatisme de la corolle (C. R. Acad. Sc., Paris, 25 Nov. 1907).

der Pflanzen D 2 und D 8 sind durchschnittlich 24 und 22 mm lang und 15 und 11 cgr schwer, während die freien Früchte 64, 65, 70 und 75 der D 2 im Durchschnitt 26 mm lang und 17 cgr schwer sind; für D 8 sind die Zahlen (Fr. 62 und 63) 25 mm und 17 cgr.

Es wäre erwünscht gewesen, auch die Variabilität innerhalb der Gruppe 1—25 zu bestimmen; leider muss ich die 200 *Lamarckiana-*, 180 *rubrinervis-* und 200 *blanda-* Früchte als zu wenig achten, sogar wenn sie zu fünf gruppiert werden. Und da andere in den folgenden Paragrafen zu besprechende Kennzeichen viel bequemer den Wert der Früchte angeben, werde ich mich auf diese beschränken. Nur sei hier gesagt, dass bei Kreuzungen immer sowohl Länge als Gewicht bei jenen der selbstbestäubten Früchte nachstehen. Allein die so eng verwandten Arten *Lamarckiana* und *rubrinervis* liefern nach Kreuzung Früchte, welche von den selbstbestäubten nur wenig verschieden sind.

Das Quantum der Samen. Gerade wie Länge und Gewicht der Früchte zeigt das Gewicht von allen Samen eine Steigerung und einen Rückgang, meistens auch innerhalb der ersten Gruppe 1—25, aber die Maxima sind wieder ziemlich unregelmässig verteilt, besonders für die Pflanzen der Aussenreihen. Es scheint, dass die Seitenzweige regulierend wirken. Wenn in vereinzelten Fällen einige Fruchtknoten weggeschnitten waren, so haben die nächstfolgenden Früchte davon Vorteil gehabt, was auch wieder Unregelmässigkeiten veranlasste.

Anders wird es, wenn man das Samengewicht ausdrückt im Fruchtgewicht. Nicht dass dabei alle Unregelmässigkeiten wegfallen, aber die Schwankungen sind geringer. Wenigstens für die 25 unteren Früchte ist das Verhältnis ziemlich constant bei gleichen Culturbedingungen; diese letzten haben jedoch einen grossen Effekt: unter dem

schwächenden Einfluss der Seitenzweige nimmt in der Ähre das Samengewicht absolut ab, jedoch relativ im Verhältnis zum Fruchtgewicht zu, m. a. W.: Wenn weniger Nahrung zu Gebote steht, wird weniger gespendet an die Umhüllung der Samen als an diese selbst.

Das obengesagte gilt nur für die erste, höchstens noch teilweise für die zweite Gruppe (z. B. bei *O. Lamarckiana*), denn schliesslich nimmt auch das relative Gewicht ab. (Siehe Tabelle III), während in den meisten Fällen im Anfang eine geringe Steigerung zu ersehen ist.

TABELLE III.

DAS SAMENGEWICHT IN FRUCHTGEWICHTS-PROZENTEN.

	O. Lamarckiana.							O. rubrinervis.				
Frucht	A 4	A 6	D 2	D 8	B 6	C 3	C 4	D 1	D 8	B 6	B 8	C 5
1—5	—	—	32	39	—	41	—	**38**	**36**	**42**	39	—
6—10	—	38	34	41	—	45	43	37	33	**42**	42	39
11—15	39	39	35	40	44	45	43	36	33	40	**44**	37
16—20	38	39	36	41	**45**	**47**	**44**	36	34	39	41	**39**
21—25	**40**	40	36	41	42	45	**44**	37	35	38	41	35
46—50	39	**42**	36	**43**	37	43	**44**	33	32	19	32	—
51—55	**40**	—	**40**	**43**	39	43	43	21	28	—	32	—
71—75	37	37	33	39	—	—	—					
76—80	35	—	31	36	—	—	—					

TABELLE III (Fortsetzung).

	O. blanda.								O. biennis.						
Frucht.	A 7	D 3	D 4	B 4	B 6	B 8	C 2	C 7	A 3	D 8	D 9	B 1	B 7	C 3	Frucht.
1– 5	41	–	**38**	41	42	**40**	40	–	–	53	55	56	58	57	1– 5
6–10	**42**	**42**	**38**	**44**	–	**40**	**45**	**43**	**55**	**56**	55	57	53	59	6–10
11–15	39	40	35	39	**43**	36	40	**43**	53	55	55	59	58	**60**	11–15
16–20	35	38	36	38	42	34	39	39	53	55	**56**	59	58	**60**	16–20
21–26	34	40	**38**	36	41	36	38	38	52	55	55	**60**	**59**	59	21–25
									51	55	**56**	59	58	**60**	26–30
46–50	36	38	**38**	20	33	26	33	30							
51–55	31	–	37	–	–	–	–	–	51	–	–	58	–	–	41–45
									47	51	51	58	**59**	55	46–50

TABELLE III (Fortsetzung).

	O. mur. Lam. laeta.							O mur. Lam. velu.							
Frucht.	A 9	D 2	D 8	B 7	C 4	C 7		D 4	D 5	D 8	B 8	C 5	C 7	C 8	Frucht.
1– 5	–	19	23	–	**23**	31		–	–	**27**	**31**	24	24	**27**	1– 5
6–10	29			**34**				–	–			–			6–10
11–15	**31**	**20**	27	31	–	33		–	–	–	21	–	–	–	11—15
16–20	**31**	19	**30**	33	21	**36**		27	28	25		26	23	–	16–20
21–25		19	**30**			32			26		21		**27**	–	21–25
51–55	–	**20**	24	–	–	32		–	**30**	24	–	**27**	23	25	41–45
56–60	–		27	–	–	35		**29**			–	25	24	24	46—50

TABELLE III (Fortsetzung).

O. Lam. × bien. 3. Gen.					O. mur. Lam. velu. × dito laeta.		
Frucht.	D 5	D 6	C 3	C 5	A 3	A 4	Frucht.
1–5	49	—	51	50	—	**27**	1–5
6—10	49	51	53	49	**25**	15	6—10
11–15	49	51	54	**57**	14	13	11–15
16–20	50	**53**	54			—	16–20
21–25	50	52	54	53	19	12	21–25
56–60	**53**	51	—	52			
61—65		52	**55**	52			
86–90	50	47	—	—			
91–95		48	—	—			

Berechnet man hieraus die Durchschnittszahlen für Innen- und Aussenreihen gesondert, so macht nur die *velutina* aus *O. muricata* × *Lamarckiana* eine Ausnahme von der gefundenen Regel. Auch in anderen Hinsichten war sie abweichend. Siehe Tabelle IV.

TABELLE IV.

Das Durchschnittssamengewicht ausgedrückt in Prozenten des durchschnittlichen Fruchtgewichts.

Art oder Bastard.	Frucht 1–25		Frucht 46–55*		Fr. 71–80*
	Aussenreihen.	Innenreihen.	Aussenreihen.	Innenreihen.	Aussenreihen.
Lamarckiana . . .	38	44	40,5	41	35
rubrinervis	35,5	40	28,5	28	—
blanda	38	40	36	28,5	—
biennis	54,5	58	50	57,5	—
mur. Lam. laeta . .	25	30	24	33,5	—
mur. Lam. velu . .	27	25	28	25	—
mur. Lam. velu. × dito laeta . . .	18	—	—	—	—
Lam. × bien. 3. Gen.	50	53	52	53	48
Lam. × bien. sulph.	41	44	40	45	—
blanda × Lam. . .	39	41,5	39,5	35	34,5

* mit derselben Bemerkung als bei Tabelle II.

Die Zahlen für Innen- und Aussenreihen sind ziemlich stark verschieden; im Fruchtgewicht ausgedrückt haben die Innenreihen der *O. Lamarckiana* 6 % mehr Samengewicht, aber die Zahlen 38 und 44 verhalten sich wie 100 : 116; für die *laeta* von *O. muricata* × *Lamarckiana* ist das Verhaltniss 100 : 120.

Auch war in allen untersuchten Fällen, nämlich bei

O. Lamarckiana, die *laeta* und *velutina* von *O. muricata* × *Lamarckiana, O. blanda* und *O. blanda* × *Lamarckiana,* das Verhältnis zwischen Samen- und Fruchtgewicht bei freibestäubten Früchten günstiger als nach künstlicher Bestäubung, 1 bis 3,5 % mehr für höher in der Ähre sitzende Früchte, welche nach Selbstbestäubung sicher niedrigere Zahlen haben sollten.

Das Gewicht der Samen ist bestimmt durch Wägung von 400 aus dem Gemisch von allen aus den Früchten zu 5, oder, was nur ausnahmsweise der Fall war, mit etwas weniger Samen und dan auf 400 berechnet.

Auch hier wäre es erwünscht gewesen wenigstens noch die Gruppe 26—30, besser noch, auch 31—35 mitzuuntersuchen, da jetzt einige Maxima nicht gefunden sind. Dass die Zahlen etwas niedriger gewesen wären in der Gruppe 46—55, wenn ich nicht die Fruchtknoten 26—45 immer weggeschnitten hätte, ist sehr wahrscheinlich.

Obwohl auch hier die Unregelmässigkeiten ziemlich gross sind, so sieht man doch, dass die Samen der Pflanzen aus den Aussenreihen schwerer sind als die der Innenreihen-Pflanzen, dass aber für die höheren Früchte, über 45, dieser Unterschied nicht mehr constant ist. (Siehe Tabelle V)

TABELLE V.

Das Gewicht von 400 Samen in mgr

Frucht.	Lam.		rubr.		blanda.		biennis.		
	D 2	B 6	D 8	B 6	D 4	C 2	D 9	B 1	B 7
1—5	199	130	—	130	179	117	254	235	231
6—10	205	130	163	126	172	137	290	256	250
11—15	225	—	163	131	168	150	314	288	269
16—20	220	149	143	152	164	141	307	292	261
21—25	216	159	168	147	178	132	308	300	263
26—30	—	—	—	—	—	—	312	287	268
46—50	—	155	140	—	153	147	307	305	287
51—55	232	—	154	—	173	—	—		—

TABELLE V. (Fortsetzung).

Frucht.	Lam. × bien. 3. Gen.		mur. Lam. laeta.		mur. Lam. velu.	
	D 5	C 5	D 8	C 7	D 8	C 5
1—5	169	119	180	169	191	160
6—10	183	133				—
11—15	148	143	236	185	—	—
16—20	154		240	173	195	187
21—25	164	165	197	161		
41—45	—	—	—	—	157	180
46—50	—	—	—	—		191
51—55	—	—	144	168	—	—
56—60	165	173	159	172	—	—
61—65			—	—	—	—
86—95	140		—	—	—	—

Das Keimprozent. Mit Ausnahme der vollständig untersuchten Ähren, ist das Keimprozent bestimmt mit 400 Samen aus je 5 Früchten. 400 ist keine grosse Zahl, wenn das Keimprozent oft unter 50 ist. Weil aber die Durchschnittszahlen berechnet aus den Keimprozenten von 800—2000 Samen, doch Unregelmässigkeiten zeigen, müssen diese nicht bloss der geringen Anzahl zugeschrieben werden, wenn auch der mittlere und wahrscheinliche Fehler bei 50 % Keimkraft schon 2½ mal so gross ist als bei 95 % (für 400 Samen). [1])

Ebenso wie das Gewicht der Früchte plötzlich steigt, wenn einige darunterliegende Fruchtknoten weggeschnitten waren, so steigt auch dabei das Keimprozent. Davon geben die *O. blanda*-Ähren A 4 und B 4 ein Beispiel:

A 4		Keimproz.	B 4		Keimproz.
Frucht	1— 4	57	Frucht	1— 4	43
„	10	68	„	9—10	53
„	11—15	59	„	11—15	40

Bei A 4 waren 5 Fruchtknoten weggeschnitten, bei B 4 waren es 4 und dadurch war — ebenso wie Länge und Gewicht zugenommen — das Keimprozent erhöht.

Umgekehrt darf man aus einer plötzlichen Steigerung nicht auf das Fehlen einiger Früchte schliessen, denn die *O. Lamarckiana* C 3, macht Sprünge: 16—41—25—38 und doch ist die Fruchtserie 1—25 lückenlos. (Siehe Tabelle VI).

1) Rodewald. Zur Methodik der Keimprüfungen. Die landwirtschaftlichen Versuchs-Stationen. Bd. 49, 1898.

J. C. Schoute. Die Fehlerwahrsheinlichkeitstheorie für die Praxis der Versuchsstationen, ibid. 1909.

Die Zahlen von allen Ähren mitzuteilen scheint mir überflüssig. Die Tabelle VI für *O. Lamarckiana*, VII für die vollständig untersuchten Ähren, VIII für die Durchschnittszahlen von *O. Lamarckiana*, *rubrinervis* und *blanda*, und IX zur Vergleichung von *O. biennis* mit *O. Lamarckiana* × *biennis* und von *O. muricata* × *Lamarckiana laeta* mit *velutina* mögen genügen.

Von selbstbestäubten *muricata*-Samen aus dem Versuchsgarten von Prof. de Vries keimten 59 %, wie ebenfalls an 400 Samen bestimmt wurde.

TABELLE VI.

Keimprozent von O. Lamarckiana.

Frucht.	A 3	A 4	A 6	D 2	D 8	B 5	B 6	C 3	C 4
1 – 5	14	—	—	22	30	—	17	16	—
6 – 10	20	—	35	24	43	28	22	41	26
11 – 15	24	32	22	30	43	25	33	25	22
16 – 20	31	27	38	31	40	35	33	38	31
21 – 25	32	36	31	43	29	32	31	38	20
46 – 50	33	23	20	26	44	28	23	28	29
51 – 55	30	33	—	27	30	21	24	29	31
71 – 75	27	19	18	16	27	—	–	25	–
76 – 80	20	16	—	14	—	—	–	—	—

TABELLE VII.

Die Zahl der Samen und die Keimprozente der vollständig untersuchten Ähren.

Frucht.	Lamarckiana.				biennis.		Frucht.
	Zahl der Samen A 3	Keimproz. A 3	Zahl der Samen B 5	Keimproz. B 5	Zahl der Samen A 1	Keimproz. A 1	
1 – 5	1351	14	—	—	1321	61	1 – 5
6 – 10	1486	20	558	28	1306	59	6 – 10
11 – 15	636	24	927	25	919	70	11 – 15
16 – 20	1530	31	1226	35	„taub"	—	16 – 20
21 – 25	1378	32	1166	32	501	58	21 – 25 26 – 30
46 – 50	1193	33	876	28	—	—	—
51 – 55	1088	30	599	21	798	73	41 – 45 46 – 50
71 – 75	484	27	—	—	—	—	—
76 – 80	1037	20	—	—	—	—	—

Frucht.	rubrinervis.				blanda.	
	Zahl der Samen A 7	Keimproz. A 7	Zahl der Samen B 4	Keimproz. B 4	Zahl der Samen A 4	Keimproz. A 4
1 – 5 . . .	1919	47	1520	36	1552	57
6 – 10 . . .	1552	49	1416	30	413	68
11 – 15 . . .	1556	53	1564	40	1499	59
16 – 20 . . .	931	57	1362	44	1584	37
21 – 25 . . .	1400	58	1039	30	1269	39
46 – 50 . . .	—	—	605	41	668	41
51 – 55 . . .	932	45	—	—	1298	51

TABELLE VIII.

DURCHSCHNITTSKEIMPROZENTEN.

Frucht.	Lamarckiana		rubrinervis.		blanda.	
	Aussen-reihen.	Innen-reihen.	Aussen-reihen.	Innen-reihen.	Aussen-reihen.	Innen-reihen.
1 – 5	22	16,5	45	25,5	58	46,5
6 – 10	30,5	29	47	26,5	–	58,5
11 – 15	30	26	50	39	–	43,5
16 – 20	33,5	34	57,5	46,5	–	44,5
21 – 25	34	30	58	43,5	–	48,5
46 – 55	29,5	26,5	50,5	42,5	46,5	45,5
71 – 80	19,5	–	–	–	–	–

TABELLE IX.

KEIMPROZENTZAHLEN VON SAMEN AUS DEN FRÜCHTEN 21—25.

O. biennis	A 3 80 %	B 7 87 %	C 3 92 %
O. Lam. × bien. 3 Gen . . .	D 5 13 „	C 3 23 „	C 5 19 „
O. mur. × Lam. laeta . . .	A 9 49 „	D 8 33 „	B 7 37 „
O. mur. × Lam. velut. . .	D 4 5 „	C 5 16 „	C 7 16 „

Eine Vergleichung der Tabellen führt zu diesen Schlussfolgerungen:

1. Der Reihe *O. biennis, blanda, rubrinervis, Lamarckiana* nach sinkt das Keimprozent.

2. Das Keimprozent der Samen von unverzweigt gehaltenen Pflanzen ist bei *O. Lamarckiana, blanda* und *rubrinervis* höher als von verzweigten Pflanzen.

3. In der Ähre sieht man das Keimprozent steigen und wieder herabsinken.

4. Mit Ausnahme der *laeta* von *O. muricata* × *Lamarckiana* ist das Keimprozent der Bastarde niedriger als jenes der Eltern. (In Fruchtbarkeit stehen die Bastarde weit nach, auch die genannte *laeta*, weil die Zahl der Samen klein ist). Betrachtet man *O. blanda* als den Bastard von *O. Lamarckiana* und *O. rubrinervis*, wie ich an anderer Stelle zu beweisen versucht habe, so würde sie sich ganz abweichend verhalten (was auch für die Länge des Stengels und der Früchte zutrifft).

Das Schwimmen oder Sinken der Samen. Ähnlich wie im Versuchsgarten Prof. de Vries vor dem Aussäen es immer macht, habe ich die Samen 24 Stunden in Wasser gehalten, bevor sie auf die Streifen Fliesspapier ausgelegt wurden und bei derselben Temperatur bei welcher die Königschen Keimapparate [1]) im Thermostat verblieben, d. h. 25° C. Es zeigte sich, dass nach 24 Stunden die Samen teilweise gesunken waren, zum Teil noch schwammen, auch wenn das Röhrchen kräftig geschüttelt wurde. Beim Ausgiessen auf Fliesspapier blieben diese beiden Teile ziemlich scharf getrennt; wenigstens die gekeimten Samen waren sehr ungleich über den Streifen verteilt: von einigen 25-zahlen keimte fast gar kein Samen, von anderen fast alle. Und als ich die schwimmenden Samen von den gesunkenen trennte, war zu constatieren, dass diese Ahnung richtig war. Von der Ähre A 3 von *O. Lamarchiana* waren die ersten 25 Früchte schon verarbeitet, als ich mit der Trennung anfing. Die Resultate waren die folgenden:

1) J. König. Die Untersuchung landwirtschaftlich und gewerblich wichtiger Stoffe. 2e Aufl. 1898. S. 707—708.

Frucht 48	. .	schwimmende	Samen	137,	gekeimt	1
		gesunkene	„	140,	„	99
„ 49	. .	schwimmende	„	124,	„	1
		gesunkene	„	159,	„	84
„ 50	. .	schwimmende	„	90,	„	2
		gesunkene	„	195,	„	95
„ 51	. .	schwimmende	„	164,	„	19
		gesunkene	„	121,	„	84
„ 52	. .	schwimmende	„	57,	„	0
		gesunkene	„	234,	„	93

Die Hoffnung, die Arbeit abkürzen zu können durch Trennung der schwimmenden Samen und Bestimmung des Keimprozents nur der gesunkenen wurde getäuscht. Es war unmöglich die so gefundenen Zahlen mit einer kleinen Correction als richtig zu betrachten, den je höher man in der Ähre kommt, je kleiner wird das spezifische Gewicht, immer bleiben mehr Samen schwimmen, und von diesen war doch ein nicht zu vernachlässigender Teil keimfähig:

Frucht 72	. .	schwimmende	Samen	124,	gekeimt	13
		gesunkene	„	125,	„	39
„ 73	. .	schwimmende	„	105,	„	13
		gesunkene	„	130,	„	64
„ 76	. .	schwimmende	„	116,	„	19
		gesunkene	„	100,	„	28
„ 77	. .	schwimmende	„	132,	„	8
		gesunkene	„	64,	„	12
„ 78	. .	schwimmende	„	134,	„	24
		gesunkene	„	50,	„	13

(alle Früchte von derselben Ähre A3 *Lamarckiana*).

Auch für Pflanzen aus Innenreihen war eine solche Abkürzung nicht zulässig. Doch war die Mühe nicht verloren, denn dasselbe Verfahren für *O. rubrinervis* und

blanda anwendend, erfuhr ich, dass ein weit grösserer Teil keimfähiger Samen schwamm, sodass die Samen dieser beiden von jenen der *Lamarckiana* sich durch ein kleineres spezifisches Gewicht unterscheiden. Als Beispiel diene die Ähre A4 von *O. blanda*:

Frucht 1 . .	schwimmende	Samen	249,	gekeimt	123
	gesunkene	„	151,	„	68
„ 2 . .	schwimmende	„	148,	„	89
	gesunkene	„	204,	„	128
„ 3 . .	schwimmende	„	186,	„	116
	gesunkene	„	236,	„	170

usw.

Ähre A7 von *O. rubrinervis*:

Frucht 15 . .	schwimmende	Samen	160,	gekeimt	45
	gesunkene	„	232,	„	123
„ 16 . .	schwimmende	„	261,	„	115
	gesunkene	„	110,	„	69
„ 19 . .	schwimmende	„	254,	„	140
	gesunkene	„	88,	„	30

usw.

Ähre B4 von *O. rubrinervis*:

Frucht 2 . .	schwimmende	Samen	49,	gekeimt	5
	gesunkene	„	231,	„	86
„ 3 . .	schwimmende	„	186,	„	56
	gesunkene	„	166,	„	77
„ 4 . .	schwimmende	„	53,	„	3
	gesunkene	„	260,	„	90

usw.

Fast ohne Ausnahme ist das Keimprozent der gesunkenen Samen grösser. Wohl ist es möglich einen grösseren Teil der schwimmenden keimfähigen Samen zum

Sinken zu bringen, nämlich wenn man sie 2 × 24 Stunden in Wasser vorquellt, aber dann ist auch beinahe alles gesunken und hat die Methode doch den Vorteil der Kürze verloren. Ausserdem wird in dieser Weise die Keimungsenergie merklich herabgesetzt. Ist gewöhnlich in 5 bis 6 Tagen praktisch schon die Keimung geendigt, nach 2 × 24 stündigem Aufweichen dauert sie 8 bis 10 Tage.

Von den Ähren *Lamarckiana* A3 und *rubrinervis* A7 wurde bei einigen Früchten untersucht, wieviele nach 14 Tagen noch nicht gekeimte Samen, doch einen guten — wenigstens so weit man es sehen kan — guten Kern hatten. Dafür nahm ich von den zurückgebliebenen Samen 25 aufeinander folgende, und wo die schwimmenden von den gesunkenen getrennt waren, von beiden 25. Es zeigte sich, dass von den unteren Früchten noch viele Samen gut aussahen, dass aber von den oberen Früchten nur wenige und von den schwimmenden Samen fast gar keine einen weissen Kern besassen.

Lamarckiana A 3.

Frucht.	los.	gut.
1	23	2
2	14	11
2	20	5
3	18	7
5	23	2
6	16	9
9	24	1
11	20	5
16	25	0
18	24	1
22	24	1
24	24	1

rubrinervis A 7.

Frucht.	los.	gut.
1	15	10
2	19	6
3	22	3
4	23	2
13	24	1
14	20	5

Von dieser *rubrinervis* liess ich die nicht gekeimten Samen noch zwei Wochen bei 25° C und noch eine bei Zimmertemperatur in der Zinkbüchse mit folgendem Resultat:

Frucht.	los.	gut.
48 schw.	25	0
ges.	19	6
49 schw.	25	0
ges.	24	1
54 schw.	25	0
ges.	17	8
72 schw.	25	0
ges.	24	1
77 schw.	24	1
ges.	23	2

Frucht.	nachgekeimt.
16 schw.	12
ges.	25
19 schw.	6
ges.	4
20 schw.	0
ges.	0
22 schw.	0
ges.	0
23 schw.	0
ges.	0

Die Hartschaligkeit würde also für *O. Lamarckiana* viel grösser sein in den unteren Früchten als in den oberen, nämlich 21 % bis Frucht 11 gegen 4 % für 72 und 77, wenn nur bewiesen war, dass sie tatsächlich auch keimen konnten.

Ganz in Übereinstimmung damit war die weniger angenehme Erfahrung, dass die in Schüsseln gesähten, nicht vorher in Wasser gequellten Samen, zum Teil sehr schlecht oder gar nicht keimten, wenn sie, meistens 3—500, von unteren Früchten herrührten. Und das trotz des guten Feuchthaltens des Bodens im Wärmehaus bei ± 20° C. (Siehe die Tabelle X.)

TABELLE X.

Die Anzahl pikierbare Keimpflanzen.

Art oder Bastard.	Aussenreihen.		Innenreihen.	
	untere Früchte.	obere Früchte.	untere Früchte.	obere Früchte.
O. biennis	41	15	–	–
O. Lamarckiana	15	> 25	0	23
O. rubrinervis	> 100	> 100	> 100	> 125
O. blanda	> 100	> 100	> 100	> 100
O. Lam. × bien. 4. G. . .	23	–	13	–
O. Lam. × bien. sulph. . .	0	–	2	–
O. bien. × rubr. laeta 12 .	–	–	42	14
O. bien. × rubr. laeta 7 .	± 50	–	–	42
O. blanda × Lam.	14	–	–	± 50
O. mur. × Lam. laeta . .	> 50	–	–	> 50
O. mur. × Lam. velu . .	3	–	–	57
O. bien. × Lam.	7	–	–	–
O. bien. × rubr.	0	–	–	–
O. bien. × blanda	–	–	4	–
O. Lam. × bien.	8	–	–	> 25
O. Lam. × mur. . . , .	11	–	–	± 50
O. rubr. × mur.	6	–	–	± 50

In der Absicht diese Erscheinung mehr systematisch zu studieren, legte ich in derselben Zinkbüchse 400 zuvor

24 Stunden geweichten Samen neben 400 trockenen. Für die unteren Früchte waren die Unterschiede ziemlich gross, klein für die oberen Früchte. (Siehe die Tabelle XI).

TABELLE XI.

KEIMPROZENT VON O. LAMARCKIAMA.

Frucht.	D 2		D 8		B 6		C 3	
	trocken.	aufgeweicht.	trocken.	aufgeweicht.	trocken.	aufgeweicht.	trocken.	aufgeweicht.
1—5 . .	—	22	¾	30	1½	17	2½	16
6—10 . .	5¾	24	—	43	5½	22	12	41
51—55 . .	—	—	—	—	26	24	29	30
71—75 . .	—	16	—	27	—	—	—	—
76—80 . .	16¼	14	7½	—	—	—	—	—

O. rubrinervis und besonders *O. blanda* weichen beide darin von *O. Lamarckiana* ab; auch für die unteren Früchte sind die Unterschiede weniger gross:

O. rubrinervis	B 8	Frucht	1—5	gequollen	19 %,	trocken	7¾ %
		„	51—55	„		„	58 „
O. blanda	B 6	„	1—5	„	57 „	„	35 „
		„	46—50	„	49 „	„	46 „

O. blanda B 4 gab — jedesmal mit 400 Samen bestimmt — trocken aufgelegt die folgenden Keimprozentzahlen:

Frucht	1—5	:	43 %
„	6—10	:	53 „
„	11—15	:	40 „
„	16—20	:	36 „
„	21—25	:	38 „
„	46—55	:	36 „

Deutlich ist, dass die unteren *Lamarckiana*-Früchte Samen enthalten, welche schwieriger keimen als jene aus den oberen, obwohl doch nach Aufweichen das Keimprozent nicht niedriger, für D 2 und D 8 sogar höher ist.

Für einige *Papilionaceen* u. a. Kleearten hat Nilsson [1]) gezeigt, dass die Ursache des Nichtkeimens die ausgetrocknete Samenhaut war. Reife Samen von *Ervum hirsutum* frisch aus der Hülse waren nur für 10 % hartschalig, nach dem Austrocknen für 90 %. Doch ein kleiner Schnitt war schon hinreichend, dem Wasser das Eindringen zu gestatten, auch wenn die Cuticula nur oberflächlich verletzt war.

Sehr wahrscheinlich ist bei *Oenothera*-Samen das Austrocknen nicht die Ursache der Hartschaligkeit der unteren Früchte; denn die Ähren wurden mit allen Früchten zugleich getrocknet in einer erwärmten Stube. Dabei war jeder Samenverlust ausgeschlossen, weil die Früchte beim Anfang der Reife mit einem 2—2½ cm langen Gummischlauch, der am oberen Ende mit Kupferdraht zugebunden war, geschlossen wurden.

Auch ist es nicht die Cuticula, welche das Wasser zurückhält, denn die Epidermis hat Tüpfel (Fig. 2). Was man als Hartschicht [2]) bezeichnet hat, liegt unter dem verkorkten Parenchym mit grossen luftführenden Räumen,

---

1) N. Hjalmar Nilsson. Landtbruksakademiens Handlingar 1893; und: Sveriges Utsädesförenings Tidskrift 1893. S. 2.

2) Siehe für Abbildungen: Die Mutationstheorie. Bd. I, Fig. 97, S. 314. Kayser, Pringsheims Jahrbücher. Bd. XXV, 1893 S. 111—117, und für Literatur: Lonay, H. Analyse coordonnée des travaux relatifs à l'anatomie des téguments séminaux, Archives de l'Institut botanique de l'Université de Liége. Vol. IV. 1907. (S. 57, Mons, 1904).

Attema, J. J. De zaadhuid der *Angiospermae* en *Gymnospermae* en hare ontwikkeling. Dissertation. Groningen 1901. S. 95.

Holfert, J. Die Nährschicht der Samenschalen. Flora XLVIII, 1890. S. 294.

auch unter der Zellschicht mit dicken Wänden, worin sich Kristalle von Calciumoxalat befinden, welche nicht immer unter dem Mikroskope regelmässig und eckig wie Kristalle aussehen. Es soll das innere Integument sein, dessen äussere Schicht aus kleinen, dickwandigen Zellen

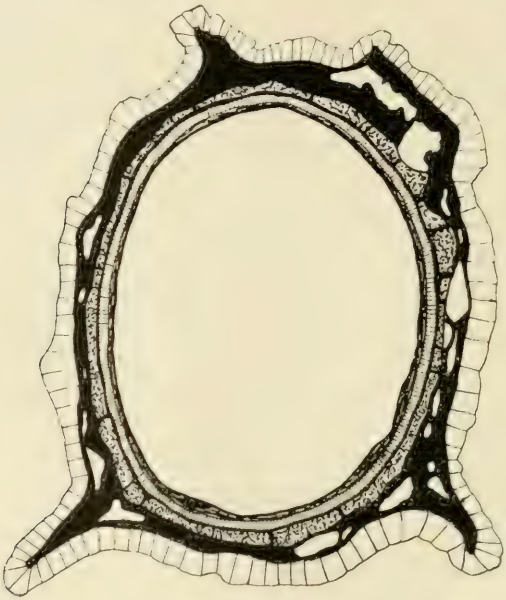


Fig. 1. Samenschale von *O. Lamarckiana*. 80 ×

mit ganz kleinem Lumen besteht, vielleicht noch verstärkt durch die kristallführende Innenepidermis des äusseren Integumentes. Einen anatomischen Unterschied in den Schalen zwischen Samen aus unteren und oberen Früchten habe ich nicht gesehen, ebensowenig zwischen schnell und erst nach vielen Tagen gekeimten Sämen aus denselben Früchten. Fette halten das Wasser auch nicht

zurück, denn nach Schütteln mit Tetrachlorkohlenstoff bleiben Keimkraft und Keimungsenergie dieselben.

Auch frische Samen aus zum Teil schon im Freien aufgesprungenen unteren Früchten von *O. Lamarckiana*

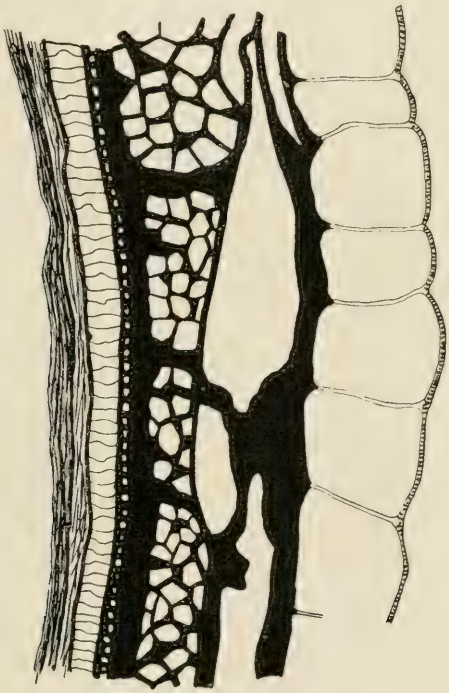


Fig. 2. Ein Teil derselben. 400 ×

gaben Ende September ein niedriges Keimprozent, nämlich 2 %, bestimmt mit 600 trocken niedergelegten Samen, obwohl diese herrührten von freibestäubten Blüten von zweijahrigen Pflanzen. Von 200 zuvor 24 Stunden aufgeweichten Samen aus denselben Früchten keimten 14 oder 7 %. Gross ist der Unterschied nicht und vielleicht

deutet er auf Unreife, aber dan muss man annehmen, dass die *Oenothera*-Samen teilweise unreif auf den Boden fallen.

Ein von Nilsson wahrgenommener Unterschied in Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure der Cuticula von trocknen und frischen reifen Samen von *Papilionaceen* war bei den *Oenothera*-Samen nicht zu constatieren.

Das Obengesagte beweist nur, dass die Ursache des schwierigen Keimens des *Oenotheren* eine andere ist als bei den *Papilionaceen*, und es beweist nichts gegen eine Hartschicht. Doch gibt es eine Tatsache, welche, meiner Ansicht nach, eine Andeutung sein kann die Ursache nicht in der Samenhaut, sondern im Keime zu vermuten. *O. blanda* keimt sehr leicht, *O. rubrinervis* ebenso, sei es etwas minder, und *O. Lamarckiana* schwierig. Nun ist das Verhalten der Samen, welche man durch Kreuzung dieser beiden letzten bekommt, sehr eigentümlich. Die Kreuzung *O. Lamarckiana* × *rubrinervis* spaltet in *Lamarckiana* und einen *blanda*-Typus, welcher nicht von *O. blanda* unterschieden werden kann. Die drei- oder vierhundert Samen, in Keimschüsseln gesäet, lieferten 15 Pflanzen, alle von dem *blanda*-Typus. Als für das Übersäen die Samen zuvor 24 Stunden vorgequollen waren, war das Resultat: 14 Exemplare *Lamarckiana* und 58 *blanda*-Typus. Letzterer keimt also viel leichter, obwohl die Samenknospen doch alle die *Lamarckiana*-integumente haben.

Drei Fälle sind möglich:

1. In der Saat waren mehr keimfähige *blanda*- als *Lamarckiana*-Samen.

2. Die *blanda*-Keime haben einen mechanischen oder chemischen Einfluss auf die *Lamarckiana*-Samenschalen, wodurch die Samen leichter keimen.

3. Das leichter oder schwieriger Keimen ist abhängig vom Keime, nicht von der Samenhaut.

Die erste Voraussetzung braucht noch nicht zur Conse-

quenz zu führen, dass die Spaltung in *Lamarckiana* und *blanda*-Typus ab ovo schon eine ungleiche ist. Beide können in gleicher Zahl entstehen und von den *Lamarckiana*-Samen kann ein grösserer Teil steril werden. Das würde auch vollkommen in Übereinstimmung sein mit dem höheren Keimprozent der *blanda*. Die Differenz ist jedoch zu gross um nur auf diese Weise verständlich zu sein, zumal weil die reciproke Kreuzung *O. rubrinervis* × *Lamarckiana* 43 *blanda*-Typen lieferte beim Aussäen und keine einzige *Lamarckiana*, obwohl sie doch in der Saat gewesen sein müssen, denn nach 24 stündigem Aufweichen erhielt ich etwa 300 Rosetten und von diesen war die kleinste Hälfte breitblättrig mit bisweilen roten Punkten, was die schmalblättrigen Exemplare *blanda*-Typus niemals hatten.

Will man den *blanda*-Keimen einen die Keimung fördernden Einfluss zuschreiben auf die *Lamarckiana*-Samenhaut, so muss man annehmen, dass bei der reciproken Kreuzung der *Lamarckiana*-Keim die *rubrinervis*-Samenschale undurchlässiger für Wasser machen kann, und das macht die Vorstellung keineswegs einfach.

So bleibt nur übrig, dass der Keim und nicht die Samenschale über das Wohl-oder Nicht-Keimen entscheidet. Dies scheint mir um so wahrscheinlicher, weil bei den scheinbar guten, doch nach 14 Tagen noch nicht gekeimten Samen, die Samenhaut meistens ebensogut durchnässt war — öfters sogar weich — wie bei den gekeimten.

Correlation zwischen der Zahl der Narbenlappen und der Zahl der Fruchtscheidewände. Einige Formen, wie die *laeta* und *velutina* von *O. muricata* × *Lamarckiana* hatten niemals mehr als die normale Zahl, vier Fruchtklappen und vier Scheidewände; *O. biennis* hatte von den 214 Früchten nur 2 mit fünf Scheidewänden, deren eine noch kaum die Hälfte der Fruchtlänge mass. Bei *O.*

Lamarckiana wurden 31, bei *rubrinervis* 39, bei *blanda* 6, bei *O. Lamarckiana* × *biennis* 3. Generation 15 Früchte gefunden mit erhöhter Zahl von Scheidewänden. Meistens sind die extra Scheidewände kürzer als die übrigen. Der Lage nach meinte ich zwei Entwicklungsweisen unterscheiden zu können, nämlich ein unabhängiges Entstehen als innenwärts wachsende Streifen (dies ist selten und zweimal traf es zusammen mit dem Vorhandensein von 5 Fruchtklappen) und zweitens der allgemeine Fall der Spaltung einer Scheidewand über die ganze Länge oder nur teilweise, ebensowie es für die Narbenlappen zutrift, welche Geerts [1]) erwähnt: „Später gibt es oft mehr als vier Narbenlappen, indem sich die vier primären spalten".

Infolge meiner Bitte ist Frau Dr. Geerts—Ronner so liebenswürdig gewesen, einige Serien Praeparate durchsehen zu wollen und sie hat mich mit der Nachricht verpflichtet, dass beide Entstehungsarten ontogenetisch sehr wahrscheinlich waren — nur waren die Fälle der Spaltung weniger zahlreich als jene des selbständigen Entstehens.

Die höchste Zahl der Narbenlappen war bei den etwa 3400 Blüten 8 (bis 14 ist schon wahrgenommen!), die höchste Zahl der Scheidewände 7 bei ± 100 Früchten mit mehr als vier. Aus den Zahlenreihen zeigt es sich, dass eine Correlation existiert, obwohl eine grosse Zahl von Narbenlappen gar keine Gewährleistung gibt, dass die Zahl der Fruchtscheidewände grösser sein wird als 4; wohl ist die Chance grösser. Acht Narbenlappen und normal vier Scheidewände kommt oft vor, aber doch geht die Correlation so weit, dass bei 8 oder 7 Narbenlappen die

1) Geerts, J. M. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Diss. Amsterdam, 1909 und Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. Vol. V, 1909. S. 111.

Zahl der Scheidewände meistens um ein oder zwei höher ist als bei 6 oder 5 Narbenlappen. Hier folgen als Beispiel einige Zahlen, immer von den 10 unteren Früchten der Ähren.

TABELLE XI.

Die Zahl der Narbenlappen und der Scheidewände der unteren 10 Blüten und Früchte.

Lam. A 3		Lam. B 6		rubr. A 7		rubr. B 4	
Zahl der Narbenlappen.	Zahl der Scheidewände.	Zahl der Narbenlappen.	Zahl der Scheidewände.	Zahl der Narbenlappen.	Zahl der Scheidewände.	Zahl der Narbenlappen.	Zahl der Scheidewände.
5	4	6	4	8	4	8	5
5	4	5	5	8	4	6	5
6	4	8	6	8	4	8	5
5	4	8	6	6	4	8	5
7	4	5	4	8	4	7	4
4	4	7	6	8	4	7	4
4	4	4	4	6	4	7	4
7	4	4	4	7	4	8	7
6	4	5	4	7	4	7	4
5	4	7	4	5	4	8	—

Nur zweimal war die Zahl der Scheidewände um eins höher als die Zahl der Narbenlappen. Wahrscheinlich waren diese letzteren zu niedrig geschätzt denn oft ist es mühsam zu entscheiden, ob ein am Ende verbreiteter Narbenlappe, der nur ganz wenig eingeschnitten ist, für ein oder für zwei gezählt werden muss, eine Schwierigkeit, auch speziell von Schouten mitgeteilt.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Der Regel nach sind die Länge und das Gewicht der Früchte, das Quantum, das Gewicht und das Keimprozent der Samen grösser an der Zweige beraubten als an verzweigten Pflanzen.

2. Die Länge und das Gewicht der Früchte, das Quantum, das Gewicht der Samen und ihr Keimprozent zeigen in der Ähre zuerst eine kurze Steigerung, gefolgt von einem langsamen Sinken.

3. **Das Gewicht der Samen ausgedrückt im Gewicht der Früchte ist höher an verzweigten Pflanzen als an der Zweigen beraubten (ökonomisches Verhalten bei beschränkter Nahrung).**

4. Das Keimprozent der Arten sinkt in der Reihenfolge: *O. biennis, muricata, blanda, rubrinervis, Lamarckiana.* Die Bastarde keimen fast immer schlechter als die Eltern (die Anzahl der Kinder ist immer geringer durch die geringere Zahl der Samen). Eine Ausnahme macht *O. blanda*, welche ich als einen Bastard van *O. Lamarckiana* mit *rubrinervis* betrachte.

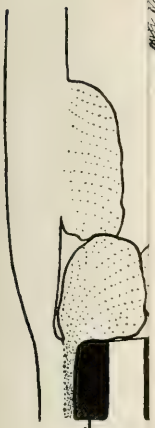
5. Nach freier Bestäubung sind alle Zahlen höher als nach jeder künstlichen (Kreuz- oder Selbst-) Bestäubung.

6. Die Anzahl keimfähiger Samen, die nach 24-stündigem Vorquellen in Wasser, schwimmen bleiben, ist bei *O. Lamarckiana* für die unteren Früchte gering, nimmt jedoch nach oben in der Ähre zu. Bei *O. rubrinervis* ist diese Zahl vom Anfang an grösser, und sehr gross, oft die Hälfte oder mehr, bei *O. blanda.*

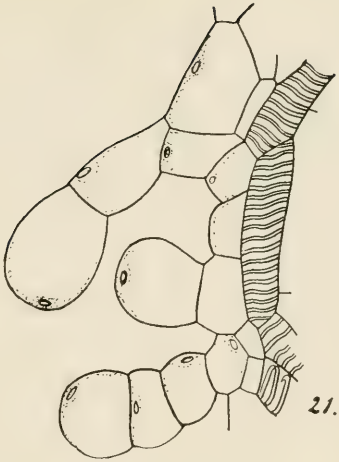
7. **Die unteren Früchte enthalten Samen, welche viel schwieriger keimen als jene der oberen (ein Mittel, um die Art durch schlechte Jahre hindurch zu helfen?)**

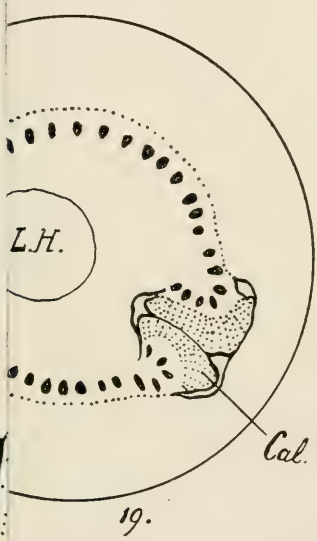
8. Die Ursache davon ist dem Keime, nicht der Samenschale zuzuschreiben.

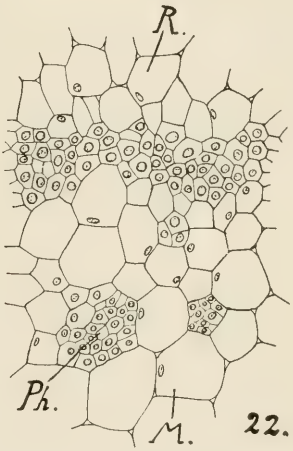
9. Es gibt eine Correlation zwischen der Zahl der Narbenlappen und der Zahl der Fruchtscheidewände.

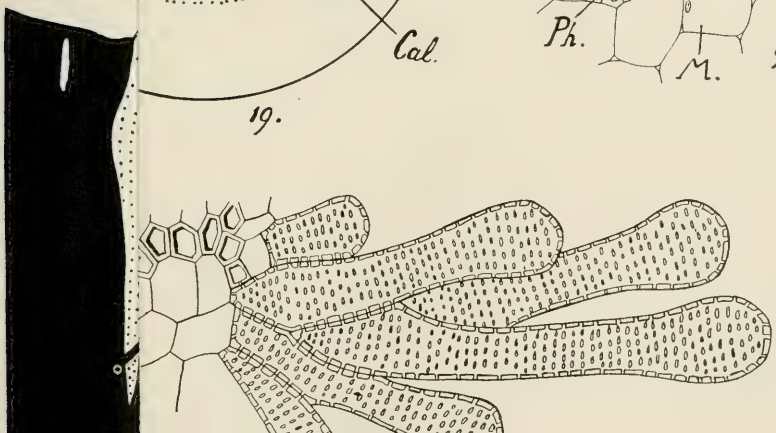

h.

18.


21.

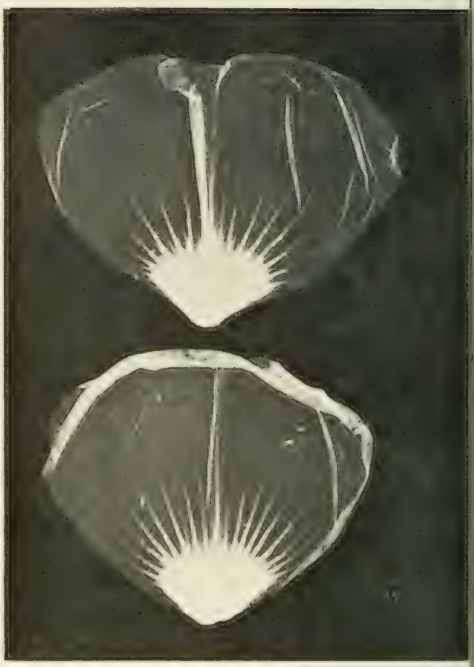

L.H.
Cal.
19.


R.
Ph.
M.
22.

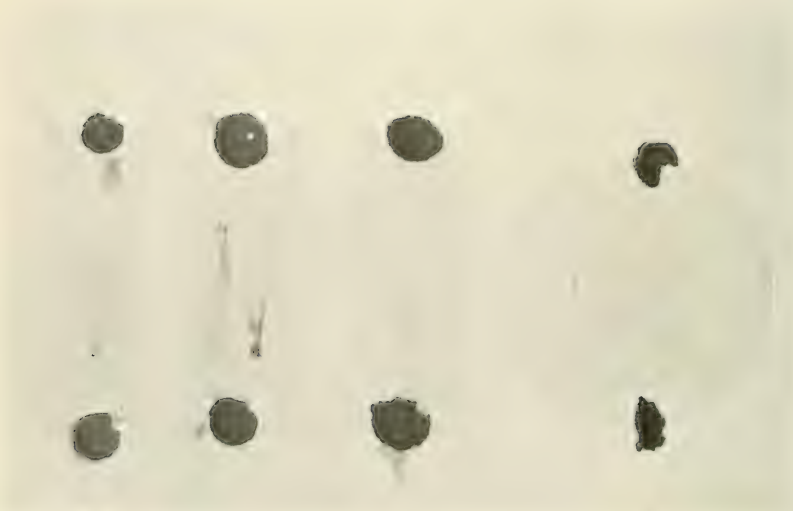


7.
h
cam.
8
9.
10.
Cal
11.
Cal.
12.
13
14
15.
16
17
18.
19.
L.H.
Cal
20.
Xy.
21
22.
R
Pk
M.

1.

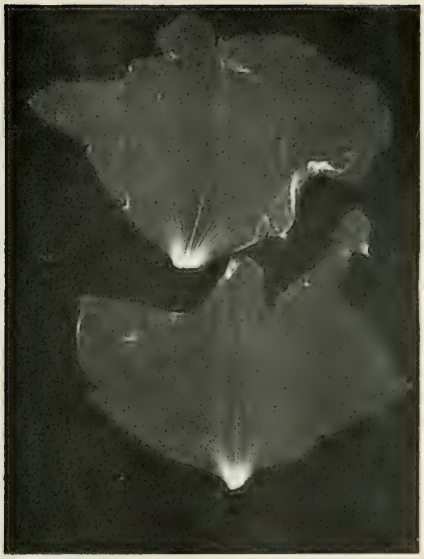


2

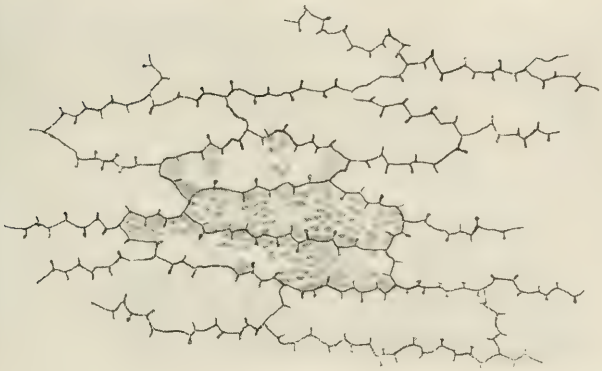


a. *b.* *c.* *d.*

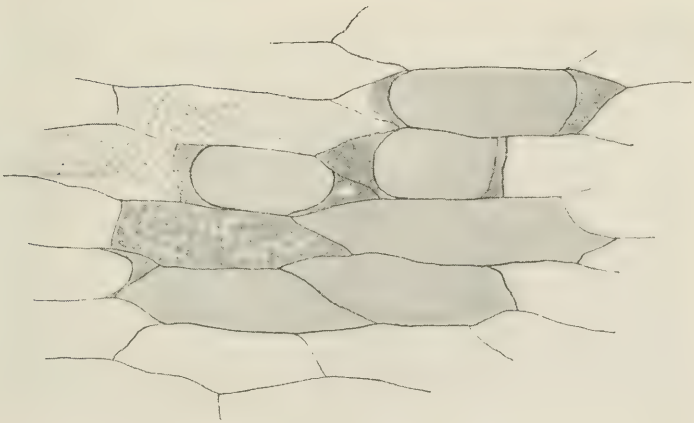
4.



3.



5.



6.

SOMMAIRE.

Articles:

W. und J. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Beiträge zur Kenntniss der Gallen von Java. 3. Ueber die Entwicklung und Anatomie einiger Markgallen und über Kallus. Mit Fig. 1—6 im Text und Fig. 7—22 auf Tafel I 1

Dr. J. A. Honing. Das β-Xantophyll als Blütenfarbstoff in der Gattung *Oenothera* 57

Dr. J. A. Honing. Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und Samen 65

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume VIII. Livraison 2.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Volume VIII. Livraison 2.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

SOMMAIRE.

Articles:

F. Weehuizen. Über indoloide Düfte 97

M. Nieuwenhuis — von Uexküll-Güldenband. Die Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten bei den *Kompositen*. Mit 23 Figuren im Text 108

Sara Rombach. Die Entwicklung der Samenknospe bei den *Crassulaceen*. Mit 10 Figuren im Text. 182

Über indoloide Düfte

von

F. WEEHUIZEN.

LIBR
NEW
BOTA
GAR

Als ich diese Arbeit begann, war es mir in erster Linie darum zu tun, Untersuchungen nach dem Vorkommen von Indol in tropischen Blütendüften anzustellen. Neben den Blütenfarben und dem Blumenhonig haben auch die Düfte in pflanzenbiologischen Schilderungen als Lockmittel für Tiere eine Rolle gespielt. Kerner hat bereits diese Düfte in indoloide, aminoide, benzoloide, paraffinoide und terpenoide eingeteilt, welche Einteilung auch in das bekannte Handbuch der Blütenbiologie von Knuth übergenommen ist. Darüber ist zu finden (Bd. I. S. 110):

„*Indoloide Düfte.* Hierher gehören die bei der Zersetzung eiweissartiger Körper entstehenden, also stickstoffhaltigen Riechstoffe, in welchen ein oder mehrere Benzolkerne angenommen werden, wie Skatol und Indol, welche beide als konstante Bestandteile der menschlichen Fäzes auftreten und diesen den spezifischen Geruch geben.

Solche Düfte nach Kot, faulendem Harn, faulendem Fleisch oder faulenden Fischen usw. finden sich bei zahlreichen „*Aroideen*" ....." und weiter (S. 113): „Diese Kerner'sche Einteilung der Düfte ist eine sehr dankenswerte Zusammenstellung, da hier zum erstenmale auf wissenschaftlicher Grundlage nach der chemischen Beschaffenheit der den Duft verursachenden Stoffe eine Gruppierung versucht wurde."

22 1911

Inwiefern diese indoloiden Düfte chemisch untersucht worden sind, ist mir nicht bekannt: dass es jedoch ein Fehler ist, dieselben zu beschreiben als „nach Kot oder faulendem Harn" riechend, wie obengenannte Autoren es tun, hoffe ich weiterhin zu beweisen.

Wird der Name „indoloide Düfte" in dem Sinne gebraucht, den man jetzt damit verbindet, so besteht die Gefahr, dass derselbe Anlass zu Irrtümern gibt. Was muss eigentlich unter „indoloiden Düften" verstanden werden? Es ist deutlich, dass dieser Name in erster Stelle denjenigen Blumen gegeben werden muss, die tatsächlich Indol oder Indolderivate in ihrem Dufte enthalten.

Bekanntlich kommt auch in *Orangen-* und *Jasmin*blütenöl Indol vor. Aus den Untersuchungen von Hesse geht hervor, dass das Indol in den *Jasmin*blüten sich erst nach dem Pflücken bildet. Denn aus den durch Extraktion mit einem flüchtigen Extraktionsmittel aus frischen Blüten bereiteten Öl war kein Indol abzuscheiden. Dagegen glückte dieses wohl bei dem aus *Jasmin*pomade bereiteten Öl.

Diese Pomade wird durch „Enfleurieren" aus den Blüten bereitet. Bei der erwähnten Extraktion wird der Lebensprozess der Blüten durch das Extraktionsmittel sofort vernichtet und geht, wie Hesse angibt, nur das schon fertig gebildete und abgelagerte Öl in dasselbe über. Bei der Enfleurage hingegen, wobei die Blüten noch einige Zeit nachblühen können, geht obendrein der ausgeatmete Duft in das Fett und also später auch in das aetherische Öl über.

Wenn nun, wie bei dem *Jasmin*, der Blütenduft offenbar eine andere Zusammensetzung hat als das extrahierte Öl, so ist die folgende Frage — physiologisch mehr als chemisch — wichtig: gibt es Blumen, welche während der Blütenperiode der Pflanze in dem ausgeatmeten Parfum Indol enthalten? Es versteht sich, dass um diese Frage

zu beantworten, die Blumen in lebendigem Zustand untersucht werden müssen und also nicht durch Destillation oder durch Extraktionsmittel getötet werden dürfen. Man lässt den Blütenduft auf solche Verbindungen wirken, die durch Bildung von gefärbten Produkten mit dem Indol die Anwesenheit dieses Körpers verraten.

Verschaffelt hat dafür eine konzentrierte wässerige Oxalsäurelösung empfohlen und hiermit das Indol in den Blüten von *Jasminum Samba* nachgewiesen. Ich habe überdies Gebrauch gemacht von:

einer 1-proz. Lösung von Vanillin in einer Mischung gleicher Volumina Alkohol und starker Salzsäure und einer 1-proz. Lösung von Paradimethylaminobenzaldehyd in derselben Mischung.

Diese Reagentien wurden in Streifen dünnen Filtrierpapiers aufgenommen.

Wenn nun die Blumen am stärksten dufteten (bei den von mir untersuchten Arten war dies fast immer am Abend der Fall), wurden sie mit den Stielen in Wasser unter eine Glasglocke gebracht. Oben in dieser Glocke wurden die Streifen Reagenzpapier befestigt, damit sie der Einwirkung des Duftes ausgesetzt wären, ohne jedoch die Blüten selbst zu berühren. Nur wenn alle drei Reagentien sich rot färbten, wurde auf die Anwesenheit von Indol geschlossen.

Die beiden letzten Lösungen färbten sich immer am schnellsten, die Oxalsäure viel langsamer. Den Versuch mit Oxalsäure habe ich oft eine ganze Nacht dauern lassen — wenn auch diese Reaktion langsamer verläuft, so ist sie doch äusserst empfindlich und für Indol sehr karakteristisch.

Von der grossen Empfindlichkeit kann man sich eine Vorstellung machen, wenn man bedenkt, dass, was z. B. von zwanzig Blumen ausgeatmet wird, doch nicht mehr

als kleine Bruchteile eines Milligramms betragen kann.

Auf diese Weise habe ich eine grosse Anzahl von Blüten verschiedener Pflanzen untersucht und das Indol nachweisen können in dem Blütenduft von *Murraya exotica* L. (= *Murraya Sumatrana* Roxb.) und *Citrus decumana* Murr., sowie in dem Duft der Blütenkolben von einer der zahlreichen, buntblätterigen Varietäten von *Caladium* (*Aroideen*).

Ausser mit abgeschnittenen Blüten wurden die Versuche öfters an der Pflanze gemacht. Zwar sind diese Versuche schwieriger anzustellen, da man, durch die Stellung der Blumen an der Pflanze, meistens nicht mehr als zwei oder drei davon bedecken kann — aber auch hier hat die ausserordentliche Empfindlichkeit der Reagentien nicht versagt.

In diesen Blüten bildet sich das Indol also nicht nach dem Abschneiden, sondern kommt schon während des Blühens in dem Dufte vor.

In den von mir untersuchten Kolben habe ich immer den stärksten Geruch während der Erwärmung beim Blühen beobachtet und mich davon überzeugen können, dass derselbe zugleich mit der Wärmezunahme wächst. Es sind ganz besonders die Blütenstände der *Aroideen*, welche wegen der stark erhöhten Temperaturen, die sie erreichen können, bekannt sind.

Genaue Temperaturbeobachtungen sind darüber von Kraus mit *Philodendron* angestellt worden, mit dem Zweck, durch Untersuchung dieser sowie anderer *Aroideen* die Wärmeentwicklung der Kolben zu studieren. Zu welchen Resultaten dieses geführt hat, erhellt aus den folgenden Sätzen, welche, der Deutlichkeit halber, aus seiner Arbeit zitiert werden:

„Ich habe früher bei *Arum italicum* so genau als möglich die Stoffwechselvorgänge studiert und gezeigt, dass dort

in wenigen Stunden ein staunenswerter Verbrennungsprozess statt hat, bei dem 75-proz. Kohlenhydrate spurlos verbrannt werden . . . . ."

und weiter:

„bei der Erwärmung wird Stärke und Zucker verbraucht...."

Hieraus geht also hervor, dass bei dieser Wärmeentwicklung Kohlenhydrate verbrannt werden.

Wahrscheinlich begünstigt diese erhöhte Temperatur die Verbreitung der flüchtigen Riechstoffe, wodurch diese schon auf einer Entfernung von einigen Metern wahrzunehmen sind.

Wie dem auch sein möge — sicher ist es, dass, was Kraus für die Kolben von *Philodendron* angibt, auch hier der Fall ist: gleichzeitige Wärme- und Geruchentwicklung.

Dieses geht aus den folgenden Versuchen hervor: Ich habe Kolben, von welchen vorausgesetzt werden konnte, dass sie am Abend blühen würden, zu früherer Blüte gebracht, indem ich sie am Tage, während die Scheide noch geschlossen, und der Blütenstand vollkommen geruchlos war, in einen ganz dunklen Raum setzte. Nach einigen Stunden war eine erhöhte Temperatur in den Kolben bemerkbar, und begann der Geruch sich gleichzeitig zu verbreiten.

Wenn weiter die starke Geruchentwicklung von der Erwärmung abhängt, dann muss die erstere ausbleiben, wenn die letztere sich durch irgend eine Ursache nicht entwickeln kann. Dies war nun in der Tat der Fall. Künstlich konnte ich die Ursache der Erwärmung, d. h. den Verbrennungsprozess verzögern, indem ich einen Kolben beim Beginn der Blütenphase, in eine Atmosphäre von sorgfältig gewaschener und getrockneter Kohlensäure brachte. In diesem Falle blieb auch der Geruch schwach und gering, um aber wieder stark zuzunehmen, als der

Kolben nach einer Stunde wieder in die freie Luft gebracht, seine Wärme allmählich entwickelte.

Des morgens hatte der Kolben die Temperatur der Umgebung, und war kein Geruch mehr daran bemerkbar. Auch der Duft der *Murraya*-Blüten war morgens viel schwächer als abends. Als ich abends dreihundert von diesen Blumen pflückte und mit Wasserdampf destillierte, konnte ich auch in dem Destillat Indol nachweisen. Aus diesen Experimenten kann geschlossen werden, dass sowohl bei den Kolben als auch bei den anderen Blumen die Entwicklung von Indol in dem Dufte mit den Blütenphasen der Blumen zusammenhängt.

Derjenige, der in den Tropen gewesen ist, kann sich eine Vorstellung von den angenehmen und lieblichen Düften machen, den die *Murraya exotica*-, *Citrus decumana*- und *Jasminum Sambac*-Blüten des abends verbreiten. Auch die von mir untersuchten Kolben hatten einen, zwar eigentümlichen, aber doch gefälligen Duft.

Wenn man nun an dem Namen „indoloide Düfte" festhalten will, so muss dieser, meiner Meinung nach, an erster Stelle den Blumen, die wirklich Indol in ihrem Dufte enthalten, gegeben werden, wie den zuvor untersuchten. Und man wird dann zugeben müssen, dass es ein Fehler ist, die indoloiden Düfte als „nach Kot oder faulendem Harn riechend", wie obengenannte Autoren es getan haben, zu beschreiben.

Die obenerwähnten Blumen, die tatsächlich Indol in ihrem Dufte enthalten, zeichnen sich ja, wenigstens hier in den Tropen, im Gegenteil durch ein sehr feines Parfum aus. Die Einführung dieses Namens beruht obendrein auf einer falschen Wahrnehmung des dem Indol eigentümlichen Geruches. Ich will diesen Geruch hier eingehender behandeln. Die von mir, von verschiedenen Fabrikanten

empfangenen Indolmuster hatten oft einen sehr verschiedenen Geruch. Bei einigen war dieser scheusslich und widerlich, bei anderen dagegen viel besser.

Doch ist es fehlerhaft, den Geruch nach dieser Wahrnehmung zu qualifizieren. Dazu ist es nötig, das Indol frisch umzukristallisieren und dann seinen Geruch in sehr starker Verdünnung — aber einer Verdünnung nicht im Sinne einer Flüssigkeit — wahrzunehmen.

Ich liess analytisch genau abgewogene, durch Umkristallisieren gereinigte Quantitäten Indol einige Stunden lang unter einer kleinen Glasglocke stehen — als ich diese darauf vorsichtig hob und den Geruch im Innern untersuchte, war derselbe durchdringend duftig und blumenartig, aber keineswegs widerlich.

Von dem Masse der Verdünnung hängt also der Eindruck des Geruches vollständig ab. Die Quantität Indol hatte nach jener Zeit nicht merkbar in Gewicht abgenommen; doch war diese äusserst geringe Quantität genügend, um den Gerucheffekt zu erzeugen. Wenn man den ekelhaften Geruch einiger tropischen Blumen mit dem des vollkommen gereinigten Indols vergleicht, so ist der grosse Unterschied sofort bemerkbar. Auch Hesse hat schon auf diesen Indolgeruch hingewiesen.

Der Name „indoloide Düfte" muss also entweder verlassen oder in einer anderen Bedeutung gebraucht werden.

Das Skatol ist, wie Dunstan nachgewiesen hat, ein Bestandteil des Holzes von *Celtis reticulosa* Miq., jedoch sind Untersuchungen über die Lokalisation des Skatols bei dieser Holzart bis heute noch nicht angestellt worden. Aus Samarang erhielt ich Material, um darüber Untersuchungen anzustellen. Wie Boorsma mitteilt, wird das *Celti*sholz jetzt nicht mehr, wie früher, auf den Tausend-

inseln bei Batavia gesammelt, sondern vom Süden der Provinz Jocjacarta in den Handel gebracht.

Zwar hatte das von mir empfangene Holz den widerlichen Skatolgeruch, doch war es nötig, darin chemisch die Anwesenheit von Skatol zu konstatieren, bevor die Lokalisation davon untersucht werden konnte.

Dazu wurden 100 Gramm des Holzes zu einem groben Pulver vermahlen, und dieses mit Wasserdampf destilliert. Einem kleinen Teile dieses Destillats wurde ein wenig von einer 2-proz. Lösung des Ehrlichschen Aldehyds und dann starke Salzsäure zugesetzt.

Es entstand eine violettrote Flüssigkeit, die nach Zusatz von einem Tropfen einer ½-proz. Natriumnitritlösung dunkelblau wurde.

Durch diese sehr karakteristische von Steensma angegebene Reaktion, unterscheidet sich das Skatol prägnant von dem Indol, da dieses letztere durch dieselben Reagentien nicht blau, sondern rot gefärbt wird.

Der grösste Teil dieses Destillats wurde mit Aether ausgeschüttelt und dieser aetherischen Lösung, nach der Trocknung mit Chlorkalcium, Pikrinsäure zugesetzt. Nach Verdunsten des Aethers auf dem Objektträger waren mikroskopisch zwischen den gelben Kristallnadeln der Pikrinsäure blassrote Kristalle sichtbar, vollkommen identisch mit den aus reinem Skatol erhaltenen Skatolpikratkristallen.

Anatomisch besteht das Holz grösstenteils aus Libriformfasern mit stark verdickten Wänden und engem Lumen. Die Markstrahlen sind ein bis sieben Zellen breit; die Markstrahlzellen sind schmal. Kristallführende Zellen kommen vielfach vor. Zwischen den Markstrahlen liegen Gefässe, die oft durch Thyllen verstopft sind. In der Umgebung der Gefässe findet sich Holzparenchym, welches oft bis an die Markstrahlen durchläuft.

Um die Lokalisation zu studieren, müssen die mikroskopischen Schnitte des Holzes sehr dünn sein. Um in diesen Schnitten das Skatol sichtbar zu machen, habe ich erstens eine aetherische Lösung von Pikrinsäure, zweitens eine 2-proz. Lösung von Glukose in starker Salzsäure benutzt.

Mit der Pikrinsäurelösung wurden die Schnitte auf dem Objektträger wiederholt angefeuchtet; die Stellen, wo das Skatol vorkommt, nehmen dadurch, nach Verdunsten des Aethers, eine rote Farbe an. Eine wässerige Lösung ist hier nicht zu gebrauchen. In der zweiten Lösung wurden die Schnitte kurze Zeit vorsichtig erwärmt. Ich wandte diese Lösung an, weil, wie ich in einer früheren Arbeit mitgeteilt habe, das Skatol durch Erwärmung mit Salzsäure und einigen Kohlenhydraten eine schöne violette Farbenreaktion gibt. Diese Reaktion entstand nun, in dünnen Schnitten des Holzes, in den Markstrahlen und in dem Holzparenchym. In denselben Geweben entstand auch die rote Farbe durch die aetherische Pikrinsäurelösung. In den Libriformfasern war das Skatol niemals nachweisbar. Zuweilen bekommt man den Eindruck, dass einige Gefässe nach Behandlung mit Glukosesalzsäure eine violette Farbe annehmen. Hier muss jedoch ausdrücklich betont werden, dass diese violette Farbe von den Thyllen herrührt, die bekanntlich blasenförmige Aussackungen der Parenchymzellen in den Gefässen sind.

Die Untersuchungen von Ellinger und Geutzen rechtfertigen die Annahme derselben Vorstufe für das Skatol und für das Indol in Bakterienkulturen und in den Blüten der Pflanzen aus weit auseinanderstehenden Familien der *Aroideen, Rutaceen, Ternstroemiaceen* und *Oleaceen.* Diese Verbindung, welche ein allgemeiner Bestandteil von vielen Proteinen aus Pflanzen und Tieren ist, und schon den Indolkern enthält, ist das Tryptophan.

Ellinger hat festgestellt, dass das Tryptophan als eine Indolpropionsäure angesehen werden muss. Es ist auch diesen Tryptophan, dem, nach Rhode, die Reaktionen der Proteinkörper mit Paradimethylaminobenzaldehyd zugeschrieben werden müssen. Das Tryptophan ist im Pflanzen- und Tierreiche sehr verbreitet.

Für die Bildung des Tryptophans aus Proteinen sind keine starken chemischen Reaktionen oder hohe Temperaturen nötig, da diese durch einen enzymatischen Prozess leicht von Statten geht. Im Tierkörper geschieht dieses durch den Pankreassaft, in vitro kann dasselbe Resultat durch längere Einwirkung des Trypsins auf Protein, unter Asepsis, erreicht werden. Wenn nun das Tryptophan der Wirkung von Bakterien ausgesetzt wird, scheiden diese daraus, sowohl in Kulturen wie in dem Darmtraktus, Indol und Skatol ab. Das haben Ellinger und Geutzen mit Kaninchen bewiesen — bei Einführung von reinem Tryptophan in den Dickdarm dieser Tiere, bilden sich reichlich Indol und Skatol. Stets geht die Bildung von Tryptophan, das durch einen enzymatischen Prozess aus Proteinsubstanzen abgespalten wird, der des Indols und Skatols voran.

Wie ich oben erwähnte, ist das Skatol in dem *Celtis*-holz in den Markstrahlen und in dem Holzparenchym lokalisiert, d. h. in Geweben des Holzes, worin wenigstens während eines Teils des Lebens Proteinsubstanz vorkommt.

Die hier vorangehende Anwesenheit von Protein ist in Übereinstimmung mit der Annahme des Tryptophans als Vorstufe des Skatols — nur haben hier Bakterien keinen Anteil an dessen Entstehung. Ebensowenig ist dieses bei der Bildung von Indol in Blüten der Fall. Im Vorhergehenden habe ich aber nachgewiesen, dass diese Bildung in dem Dufte bei tropischen Blüten nicht erst nach dem Pflücken stattfindet, sondern stets von den

Blütenphasen und daher auch von den physiologischen Stoffwechselvorgängen während des Blütenprozesses, abhängig ist. Wahrscheinlich werden dabei auch die Proteine enzymatisch gespalten.

BATAVIA, Juli 1910.

LITERATUR.

KERNER. Pflanzenleben.
KNUTH. Handbuch der Blütenbiologie.
CZAPEK. Biochemie.
EHRLICH. Med. Woche. Aprilheft, 1901.
PORCHER und PANISSET. Comp. Rend. de la Soc. de Biol. 1909.
HESSE. Ber. D. Chem. Ges. Bd. 32 und 33.
SCHIMMEL u. Co. Ber. 1903, 1905.
VERSCHAFFELT. Rec. Trav. Bot. Néerl. 1904.
KRAUS. Ann. Buitenzorg. Vol. XIII.
DUNSTAN. Proc. Royal Soc. London. Vol. XLVI. 1889.
BOORSMA. Bull. du Dep. de l'Agr. aux Indes Néerl. N°. VII (Pharmacol. III).
STEENSMA. Zschr. Phys. Chem. Bd 47.
WEEHUIZEN. Pharm. Weekbl. 1906.
ELLINGER. Ber. D. Ch. Ges. Bd. 40.
PORCHER. Das Tryptophan. Bioch. Zentrbl. Bd. IX, N°.17.

Die Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten bei den Kompositen

von

M. NIEUWENHUIS—VON UEXKÜLL-GÜLDENBAND.

Bei der Anwendung statistischer Methoden zur Untersuchung der fluktuierenden Variation bestimmter Blütenteile galt anfangs ziemlich allgemein die Ansicht, dass die sich ergebenden Kurven normaler Weise eingipflig sein müssten, dass das Vorhandensein zwei- oder mehrgipfliger Kurven dagegen auf eine Mischung von zwei oder mehr Varietäten, Rassen, Standorts- oder Ernährungsmodifikationen hinwiese. Die zu dieser Auffassung führenden Zählungen waren aber meistens an wildwachsenden Pflanzen ausgeführt worden, oft allerdings in grossem Massstab, aber meist ohne Beachtung des Zeitpunkts, dem eine bestimmte Zählung entsprach. Seitdem haben systematische Untersuchungen experimentell dargelegt, in wie hohem Masse die äusseren Bedingungen, hauptsächlich die Ernährung, auf die Ausbildung bestimmter Blütenteile einwirken können. Ich erinnere an die sehr verdienstvollen Untersuchungen von Weisse[1]) (*Helianthus annuus*), Mac

1) Die Zahl der Randblüten an Compositenköpfchen in ihrer Beziehung zur Blattstellung und Ernährung. Pringsheim. Jahrb. f. wissensch. Botanik XXX 1897 p. 452—473.

Leod [1]) (*Chrysanthemum carinatum* und *Centaurea cyanus*), de Bruijker [2]) (*Primula elatior* und *Chrysanthemum carinatum*) u. a. Diese Forscher gelangten zum Schluss, dass das Vorkommen mehrerer Gipfel in einer Kurve oder verschiedener Gipfel bei einer Spezies an verschiedenem Standort durchaus nicht unbedingt auf das Vorhandensein von mehreren Rassen weise, sondern dass Veränderungen in der Ernährung auch sehr bedeutende Veränderungen der Gipfelverhältnisse hervorrufen könnten.

Neben der äusseren Ernährung machten sich jedoch auch noch andere Einflüsse, von unbekannter Herkunft, bei der Gestaltung der Variationskurven bemerkbar, deren Wirkungen als Erscheinungen der Periodizität oder als Saison-Einflüsse zusammengefasst wurden.

Im allgemeinen beobachtete man, dass die Äusserungen dieser Periodizität in einer numerischen Abnahme bestimmter Blütenteile bestand, die im Laufe der jährlichen Saison in dem einen Fall allmählich, in dem anderen ruck- oder sprungweise vor sich ging. Von den zahlreichen Beispielen für diese Erscheinung mögen hier einige wenige genügen:

In Amerika beobachtete Tower [3]) bei *Chrysanthemum*

---

1) Over de veranderlijkheid van het aantal randbloemen en het aantal schijfbloemen bij de korenbloem. Verhandl. Vlaamsch Nat. en Geneesk. Congres, 1899, Antwerpen.

Over den invloed der levensvoorwaarden op het aantal randbloemen bij *Chrysanth. car. Dodonaea*, 1907, p. 77—159.

2) De polymorphe variatiecurve van het aantal bloemen bij *Primula elatior* Jacq.. Handel. Tiende Vlaamsch Nat. en Geneesk. Congres 1906, Brugge.

De gevoelige periode van den invloed der voeding op het aantal randbloemen van het eindhoofdje bij *Chrys. carin.* Handel. Tiende Vlaamsch Nat. en Geneesk. Congres, 1906, Brugge.

3) Variation in the Ray flowers of *Chrysanth. leucanthemum* at Yellow Springs. Biometrika 1901—02. I p. 309—315.

leucanthemum und Shull[1]) bei *Aster prenanthoides* eine Abnahme der Anzahl Strahlblüten mit dem Vorrücken der Jahreszeit; Burkill[2]) konstatierte bei *Ranunculus ficaria* und *Stellaria media* ein Zurückgehen der Anzahl Staubfäden und Stempel; Yule[3]) dasselbe bei den Kelchblättern von *Anemone nemorosa;* Correns[4]) eine Abnahme der Strahlblütenzahl bei *Dimorphoteca pluvialis*, so dass die Gipfelzahl des Monats August 16, des September 13 betrug. De Vries[5]) beobachtete, dass die nacheinander hervorgebrachten Endköpfchen derselben Exemplare von *Chrysanthemum segetum* eine stets kleiner werdende Anzahl Randblüten zur Schau trugen.

Sehr ausdrücklich haben vor allem auch Mac Leod[6]) und de Bruijker[7]) auf die Wichtigkeit dieser periodischen Einflüsse aufmerksam gemacht, die sie bei ihren Versuchen mit *Centaurea cyanus*, *Chrysanthemum carinatum* und *Primula elatior* sehr deutlich wahrnahmen.

Mit einigen Ausnahmen, auf die wir zurückkommen, beobachteten die genannten Forscher eine Abnahme der Anzahl Strahlblüten bezw. Strahlen bei den spät erscheinenden Köpfchen bezw. Dolden. Der Umstand, dass die erstblühenden Köpfchen niedrigerer Ordnung eine grös-

---

1) A quantitative study of variation in the Bracts, Rays and Disciflorets of *Aster Schortii* Hoek, ... Americ. Naturalist. 1902. XXXVI, No. 422.

2) On the variation in the flower of *Ranunculus arvensis*. Journ. Asiat. Soc. Bengal. 1902.

3) Variation in the number of sepals in *Anemone nemorosa*. Biometrika 1901—02. I. p. 307—309.

4) Ein Vererbungsversuch mit *Dimorph. pluv.* Berichte der Deutsch. Bot. Gesell. 1906. Bd. XXIV, Heft 7, p. 169.

5) Mutationstheorie. Bd. I. 1901, p. 545.

6) l. c.

7) l. c.

sere Anzahl Randblüten hervorbringen als die später blühenden höherer Ordnung, hat in Shull und Tower[1]) die Überzeugung geweckt, dass die periodischen Erscheinungen Ernährungserscheinungen seien. Nach Shull[2]) haben die zuerst blühenden Köpfchen, als zuerst gebildete Sprosse, ein Maximum an Nahrung und Raum zur Entwicklung genossen, und sind somit auch zur Produktion eines Maximums an Strahlblüten imstande.

Diese Auffassung setzt nun voraus, dass die Periodizität sich nur in negativem Sinne äussere, d. h. dass die Anzahl der Strahlblüten stets ihr Maximum bei den erstaufblühenden Köpfchen, ihr Minimum bei den letztaufblühenden habe.

De Bruijker,[3]) der Shull völlig beipflichtet und die Periodizität des Blühens ebenfalls als Ernährungserscheinung auffasst, spricht denn auch in Verband hiermit als seine Meinung aus, dass man sich die Periodizität durch eine halbe Periode charakterisiert denken könne, deren graphische Darstellung eine fallende halbe Kurve ergeben müsse.

Da im Pflanzenreich vollständige Periodizitätskurven (erst steigend, dann fallend) durchaus nicht selten sind, fragt es sich, ob die periodischen Erscheinungen bei der Ausbildung der Strahlblüten sich bisweilen nicht auch durch ganze Kurven werden ausdrücken lassen. Falls auch für die Strahlblütenbildung normaler Weise vollständige, zweischenkelige Kurven gefunden würden, dürfte die Periodizität in diesem Fall nicht mehr ausschliesslich

---

1) l. c.

2) Zitiert bei Tower, l. c. pag. 311.

3) De polym. variatiecurve van het aantal bloemen bij *Primula elatior* Jacq. Handel. Nat. en Geneesk. Congres. Brugge. 1906, p. 19 (Separatdruck).

als Ernährungserscheinung im oben gemeinten Sinne aufgefasst werden. Die Ernährung würde dann vielmehr nur eine Komponente eines Komplexes innerer und äusserer unbekannter Ursachen ausmachen, deren Wirkungen wir als periodische oder Saison-Erscheinungen zusammenzufassen pflegen.

Fragen wir, was in Bezug auf das Vorkommen vollständiger Perioden für die Bildung von Strahlblüten bis jezt bekannt geworden ist, so lautet die Antwort: wenig; was uns weiter nicht verwundert, wenn wir bedenken, dass zur Beobachtung einer ganzen Generation lückenlos aufeinander folgende Zählungen an einer begrenzten Pflanzengruppe an einem bestimmten Standort erforderlich sind, mit genauer Angabe der Data, an welchen die Zählungen stattfanden. In dieser Weise sind diese bis jetzt jedoch nur zu besonderen Zwecken, zur Untersuchung des Einflusses der äusseren Ernährung auf die Ausbildung der Strahlblüten, vorgenommen worden. Eine derartige künstliche Veränderung der Lebenslage gestattet jedoch keine Schlussfolgerung auf das Verhalten normal ernährter Pflanzen. So beobachteten De Bruijker[1]) und Mac Leod[2]) bei einigen Gruppen von *Chrysanthemum carinatum*, letzterer auch bei *Centaurea cyanus*, dass gerade die primären Köpfchen für die Strahlblüten niedrigere Mittelwerte ergaben, als die später aufblühenden sekundären, tertiären usw. Köpfchen. Beide Forscher betrachten dies Ergebnis als eine Folge anormaler Verhältnisse, welche darin bestanden, dass für die Pflanzen zur Zeit, wo sich deren primären Köpfchen in der sensiblen Periode befanden, ungünstige Ernährungsbedingungen (infolge Umpflanzen, Magerkeit des Bodens usw.) herrschten.

1) l. c.
2) l. c.

Nachdem die Pflanzen diese Nachteile überwunden hatten, brachten ihre Köpfchen später eine grössere Anzahl Strahlblüten hervor. Denselben Ursachen ist es nach De Bruijker[1]) wahrscheinlich zuzuschreiben, dass auch Weisse bei *Dimorphoteca pluvialis* zu Anfang der Blütezeit einen niedrigen Gipfel für die Strahlblüten fand als später in vorgerückter Blütezeit.

Bei einer zwei Jahre später (1904) ausgeführten Untersuchung beobachtete auch Shull[2]) bei *Aster prenanthoides* anfänglich ein Steigen, später ein allmählicheres Fallen der Anzahl Strahlblüten.

Koriba,[3]) der in Aomori (Japan) an zwei verschiedenen Standorten (Eisenbahnweg und Flussufer) die Strahlblüten von *Aster trinervis* Roxb. var. *congestus* Fr. et Sav. zählte, stellte an beiden Orten im August die Zahlen 13 und 16 als Gipfel fest, im September 14 und 16; am ersten Standort vergrösserte sich auch der Medianenwert, am zweiten blieb er ungefähr unverändert.

Zum Schlusse darf eine Bemerkung von De Vries[4]) nicht unerwähnt bleiben, nach welcher es den Züchtern nicht unbekannt ist, dass bisweilen die allerersten, häufiger aber die späteren Blumen weniger gefüllt sind als diejenigen, welche sich in der üppigsten Blütezeit entfalten.

Da sowohl Praktiker als Biometriker ihre Beobachtungen oder Zählungen wohl in den meisten Fällen zu beginnen pflegen, wenn die Pflanzen voll erblüht sind, erscheint die Vermutung nicht unberechtigt, dass ein anfängliches Ansteigen der Periodizitätskurven sich vielleicht öfters

1) De polym. variatiecurve etc. Handel. Nat. en Geneesk. Congres. 1906. Brugge, p. 19 (Separatdruck).

2) The Botanical Gazette. Chicago. 1904, p. 333—375.

3) Variation in the Ray flowers of some *Compositae*. The Botanical Magazine. Tokyo, July 1908. No. 258, p. 126.

4) Mutationstheorie. I. Bd. 1901, p. 550.

wird feststellen lassen, sobald die sich zuerst erschliessenden Blüten eingehendere Beachtung erfahren werden.

Nach dieser kurzen Orientierung über das Wenige, was bis jetzt über die Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten bekannt geworden ist, gehen wir im Folgenden zu den eigenen Untersuchungen über, die, trotz ihrer Unvollständigkeit, — sie bilden nur einen ersten Versuch — vielleicht doch auf die folgenden Fragen einiges Licht werden werfen können:

1) Lässt sich der Einfluss der Periodizität stets nachweisen, oder gibt es auch Arten, die von ihr unbeeinflusst bleiben?

2) Sind die periodischen Erscheinungen bei der Ausbildung der Strahlblüten in der Tat nur durch halbe fallende Kurven auszudrücken, oder kommen auch vollständige Perioden, ganze Kurven vor?

3) Fällt, oder steigt und fällt die Kurve allmählich oder ruckweise?

4) Wie verhält sich die Periodizität bei der gleichen Art, aber unter verschiedenen Ernährungsbedingungen?

5) Wie äussern sich die periodischen Erscheinungen bei den aus Rand-, resp. aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen Pflanzen der heterokarpen Kompositen?

6) Bleibt die Periodizitätskurve für dieselbe Art, unter gleichen Umständen, in aufeinander folgenden Jahren dieselbe?

Da zur Beantwortung dieser und ähnlicher Fragen eine Zählung sämtlicher im Laufe der Saison hervorgebrachten Köpfchen einer scharf begrenzten Gruppe von Pflanzen erforderlich war, gaben diese Zählungen auch auf andere, mit der Periodizität eng zusammenhängende Fragen eine Antwort, nämlich:

7) Inwieweit stimmen die Gipfelbildungen mit dem Ludwigschen Gipfelgesetz überein?

8) Finden die Gipfelwechsel allmählich oder plötzlich, ruckweise statt?

9) Entsprechen die Änderungen der Gipfel stets denen der Medianen?

10) Bewirken Veränderungen der Ernährungsbedingungen die Entstehung neuer Gipfel.

Methode der Untersuchung.

Die Kulturen wurden zum grössten Teil im Versuchsgarten der Leidener Universität vorgenommen, zum kleinsten Teil auch im eigenen Garten, und zwar hauptsächlich, um den Einfluss verschiedener Lebensbedingungen auf den Verlauf der Periodizität bei Pflanzen gleicher Art zu untersuchen. Während die Erde im Versuchsgarten aus einem Gemenge von Lehm und Sand mit starkem und ausschliesslichem Zusatz tierischen Düngers bestand, fehlte letzterer dem ebenfalls sandigen Lehmboden des eigenen Gartens gänzlich, nur hatte hier seit vielen Jahren eine natürliche Gründüngung stattgefunden, da der Boden lange Zeit brach gelegen hatte.

Die benutzten Saaten stammten aus dem Leidener und anderen botanischen Gärten.

Sämtliche Aussaaten des Jahres 1910 fanden zwischen dem 8. und 10. Mai direkt auf 1—4 Quadratmeter grosse Beete statt.

Ein kleiner, bezeichneter Teil der Pflanzen wurde als Saatträger unangerührt gelassen, von dem übrigen wurden dagegen sämtliche im Laufe der Saison aufblühenden Köpfchen abgepflückt. Köpfchen, die keine geschlossene Reihe Strahlblüten zeigten, wurden nicht berücksichtigt.

Die Zählungen fanden nicht nach bestimmten Zeiträumen statt, sondern je nachdem die Art und die Witterung es verlangten. Bei warmem, sonnigem Wetter mussten die Zählungen schneller aufeinander folgen als bei trübem

oder regnerischem Wetter, auch hielten sich die Blüten je nach der Art sehr verschieden lange. Die von Biometrika[1]) gestellte Forderung, dass während der ganzen Saison das Datum notiert werde, an welchem die Köpfchen einer begrenzten Gruppe von Pflanzen aufblühen, dass die Köpfchen überdies nur bezeichnet, aber nicht abgepflückt würden, geht für unsere Zwecke zu weit und wäre zu schwer ausführbar gewesen. Jedenfalls hätte bei einer derartig weitläufigen Arbeitsweise der Umfang vorliegender Untersuchung sehr eingeschränkt werden müssen.

Unter Phase ist im Folgenden stets ein Zeitraum verstanden, in dem keine oder nur unwesentliche Gipfeländerungen vorkommen.

Erklärung der Tabellen und Figuren.

In den Zahlentabellen, welche zu den Kulturen von 1910 gehören, findet man für jede Zählung ausser der Frequenz auch das Datum, die Stellung der Köpfchen zur Hauptaxe, die Mediane (Med.), den Mittelwert (Q) der Quartile Q_1 und Q_2, also $\frac{Q_1 + Q_2}{2}$, sowie den Variabilitätskoeffizienten $\frac{Q}{Med.}$ angegeben.

Leider liess sich eine allgemeine graphische Übersicht über den Verlauf der Periodizität nicht mit einer Darstellung der Gipfelverhältnisse vereinigen. Es mussten daher zwei verschiedene Arten von Kurven gezeichnet werden. Die eine ist derart konstruiert, dass für jede Zählung oder, bei gleichem Ergebnis in Bezug auf die Gipfelverhältnisse, für eine Reihe aufeinander folgender Zählungen (also für eine Phase) je eine Kurve gezeichnet wurde und zwar so,

1) Sources of apparent Polymorphism in Plants etc. Biometrika. Vol I, 1901—2. Cambridge p. 306.

dass die Varianten auf dem ursprünglichen Millimeterpapier in Abständen von 10 mm auf den Abszissen aufgetragen wurden, während der zu jeder Variante gehörige Prozentsatz der Köpfchen in dem betreffenden Punkte als Ordinate gezeichnet wurde (1 mm = 1 %).

Jeder Gipfelphase entspricht somit eine Kurve. Die Dauer der Phase ist jedoch sehr verschieden; bald umfasst sie nur wenige Tage, bald mehrere Wochen.

Genauer wäre es allerdings gewesen, wenn stets für jede einzelne Zählung auch eine Einzelkurve gezeichnet worden wäre, aber dann hätte die Übersichtlichkeit zu sehr gelitten.

Der allgemeine Charakter der periodischen Erscheinungen wird jedoch am besten durch die Medianen- oder Mittelwertskurven wiedergegeben. Diese wurden erhalten, indem die Data der aufeinander folgenden Zählungen auf der Abszissenaxe notiert wurden, wobei auf dem Millimeterpapier ein Tag einem Millimeter entsprach. Der Medianenwert jeder Zählung wurde an dem zugehörigen Punkte (Datum) als Ordinate errichtet, derartig, dass die Werte der Ganzvarianten auf der Ordinatenaxe einander in Abständen von 10 mm folgten.

Somit konnten die Zehntel noch ausgedrückt werden, während die Hundertstel unter 5 vernachlässigt, über 5 dagegen als Zehntel gerechnet wurden. Eine Genauigkeit, die für unsere Zwecke völlig genügte.

Melampodium divaricatum *D. C.*

Die vom botanischen Garten in Luik bezogene Saat wurde Anfang Mai direkt auf ein 1 Quadratmeter grosses Beet im Leidener Hortus ausgesät. An 20 starken Pflanzen wurden 13 Zählungen vorgenommen, die in der zweiten Hälfte Juli angefangen und bis Anfang November, wo der Frost eintrat, fortgesetzt wurden.

TABELLE 1.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.										Total.	Med.	Q	Q Med.
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15				
28 Juli	Endst.		2	13	30	**70**	58	23	12			208	9,98	0,80	0,08
6 Aug.	Endst.	1	3	19	50	**101**	88	74	25	6		367	10,61	0,99	0,09
13 „	End.- u. Seitst.			8	65	**94**	84	66	25	1		343	10,55	0,98	0,09
23 „	Seitst.			7	180	**252**	225	150	50	4	1	869	10,48	0,91	0,09
31 „	„		1	6	96	**156**	133	93	38			523	10,52	0,91	0,09
6 Sept.	„		1	27	98	**141**	102	54	20	2		445	10,18	0,85	0,08
16 „	„		2	9	131	**235**	129	87	33	1		627	10,23	0,83	0,08
21 „	„			16	61	**154**	85	65	30	1		412	10,34	0,86	0,08
28 „	„		1	5	65	**165**	91	74	51	1		453	10,44	0,96	0,09
10 Okt.	„			3	30	**160**	80	79	48			400	10,59	0,96	0,09
20 „	„			10	36	**130**	80	60	37	1		354	10,51	0,91	0,09
27 „	„			15	53	**142**	55	41	34	1		341	10,22	0,85	0,08
8 Nov.	„			2	15	**74**	36	18	10			155	10,31	0,70	0,07
		1	10	140	910	**1874**	1266	884	413	18	1	5497			

Mittlerer Wert der Medianen: 10,38.

Nach Mac Leod [1]) lassen sich die Kompositen in Bezug auf die Neigung, Fibonacci-Zahlen zu bilden, in 3 Gruppen einteilen. Ein Blick auf Tabelle 1 genügt, um uns davon zu überzeugen, dass *Melampodium div.* zur ersten

1) Bot. Jaarboek (*Dodonaea*). 1907, 13. Jaargang, p. 95.

dieser drei Gruppen gerechnet werden muss, bei welchen eine der Fibonacci-Zahlen mehr oder weniger vollkommen fixiert zu sein scheint, wie z. B. bei einigen *Senecio-* [1]) und *Calliopsis*-Arten.

Allerdings ist es De Bruijker [2]) gelungen, neben der gewöhnlichen 8-strahligen Rasse von *Calliopsis bicolor* noch eine 13-strahlige zu züchten. Er betrachtet diese jedoch als echte Mutante, die plötzlich entstanden ist und konstant bleibt.

Melampodium div. ist nicht nur durch einen konstanten Gipfel bei 10 ausgezeichnet, sondern auch dadurch, dass das Verhältnis der Plus- und Minusabweicher während der ganzen Blütezeit so gut wie unverändert bleibt und zwar mit einer kleineren oder grösseren Mehrheit an der Plusseite (Vergl. Fig. 1). Das lässt sich auch an den Medianwerten erkennen, die, mit Ausnahme der ersten Zählung, stets zwischen 10 und 10,6 schwanken. Die Kurve der Mittelwerte ergibt denn auch eine im allgemeinen horizontale Linie (Fig. 2).

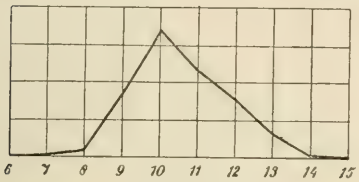


Fig. 1.

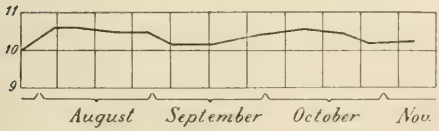


Fig. 2.

Der Einfluss der Saison ist also bei dieser Art gleich Null.

Cosmos sulphureus *Cav.*

verhält sich in Bezug auf die Gipfelkonstanz und die

1) Bot. Jaarboek (*Dodonaea*). 1907, 13. Jaargang p. 95.
2) Handel. v. h. twaalfde Vlaamsch Nat. en Geneesk. Congres, gehouden te St. Niklaas. 1908, Sept.

Unempfindlichkeit gegen Saison-Einflüsse wie die vorige Art, gehört somit wie diese zu den Kompositen I. Grades nach Mac Leod.

Die Saat stammt aus dem botanischen Garten in Tübingen und wurde im April in Töpfen ausgesät. Ende Mai wurden die jungen Pflanzen in gedüngte Erde im eigenen Garten ausgepflanzt und gelangten Anfang August zur Blüte.

Die Zählungen wurden bei dieser Art insofern anders ausgeführt als bei allen andern, als im Ganzen nur 3 Mal, am Anfang, in der Mitte und am Ende der Blütezeit eine Zählung der Strahlblüten vorgenommen wurde. Bei der grossen Gipfelkonstanz dieser Art und der sehr kleinen Anzahl von Varianten erschienen fortlaufende Zählungen nicht notwendig.

Tabelle 2.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Anzahl der Strahlblüten.				Total.
		5	6	7	8	
12 Aug. . .	Endst.	**237**	28	10		275
4 Sept. . .	Seitst.	**563**	31	9	1	604
5 Nov. . . .	Seitst.	**189**	12	1		202
		989	71	20	1	1081

Wie aus Tabelle 2 ersichtlich, sind Minusabweicher überhaupt nicht vorhanden und von den 1081 gezählten Köpfchen entsprechen nahezu 1000 der Fünfzahl.

Cosmos sulph. ist ein neues Beispiel für den Fall einer typischen halben Galton-Kurve (Fig 3).

Wie bei der vorigen Art lässt sich also auch bei dieser keine Spur einer Blühperiodizität feststellen, ebenso unwahrscheinlich ist es, dass künstliche Veränderung der Umgebung allein genügen würde, um die Gipfelkonstanz zu erschüttern. Nicht ausgeschlossen erscheint es jedoch, dass sich durch Selektion eine Form mit höherem Gipfel erzielen liesse.

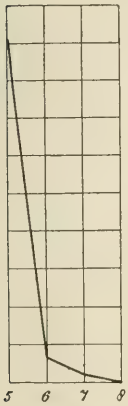


Fig. 3.

In diesem Falle würde sich die einseitige Galton-Kurve, wie De Vries[1]) dies z. B. für *Ranunculus bulbosus* bewiesen hat, in eine symmetrische Kurve verwandeln.

Eine noch stärker ausgeprägte Konstanz des Gipfels beobachtete ich bei *Cosmos hybridus.* Von Hunderten von Blütenköpfchen, die ich im Laufe des Sommers auszählte, wich ein einziges von der charakteristischen 8-Zahl ab und zeigte 9 Strahlblüten. Ob die Gipfelkonstanz nur für eine Art oder auch für eine ganze Gattung ein besonderes Merkmal abgeben könnte, ist eine Frage, die einer näheren Untersuchung vielleicht wert wäre.

Zinnia Haageana *Rgl.*

In der ersten Hälfte des Mai wurde die Saat (bot. Garten Tübingen) direkt auf ein 1 m² grosses Beet im Leidener Hortus ausgesät. Die dicht aufkommenden Pflanzen blühten von Mitte Juli bis zum Eintritt des Frostes Anfang November.

---

1) Over halve Galton-curven als teeken van discontinuë variatie. Botanisch Jaarboek (*Dodonaea*) 1895. 7. Jaargang, p. 11—17.

Tabelle 3.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.													Total.	Med.	Q	$\frac{Q}{Med.}$
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18				
20. Juli	Endst.		2	36	**45**	22	18	9	10						142	9,23	2,15	0,11
3. Aug.	End- u. Seitst.			10	26	**33**	28	31	**42**	4	1				175	11,18	1,42	0,13
13. „	Seitst.			13	22	29	36	42	**83**	7	4				236	11,93	1,30	0,10
29. „	„			14	30	39	55	59	**89**	8	5	2	1	1	303	11,73	1,26	0,11
13. Sept.	„			22	37	38	24	39	**53**	2	1	1			217	10,98	1,59	0,14
28. „	„		4	51	**55**	43	28	30	22	1	1				235	9,68	1,31	0,13
17. Okt.	„	1	12	**62**	48	20	8	7	10						168	8,69	0,84	0,09
4. Nov.	„	2	1	**52**	33	20	8	6	5						127	8,75	0,90	0,10
		3	19	260	**296**	244	205	223	**314**	22	12	3	1	1	1603			

Mittlerer Wert der Medianen: 10,27.

Da die einzelnen Köpfchen sehr lange in Blüte blieben, genügten 8 Zählungen, um die Art der Periodizität festzustellen. Wie bereits Tabelle 3 erkennen lässt, sind 5 verschiedene Phasen zu unterscheiden und zwar: eine eingipflige (9), eine zweigipflige (10 u. 13) und drei aufeinanderfolgende eingipflige (13, 9, 8). Bei der graphischen Darstellung (Fig. 4) sind denn auch der Übersichtlichkeit wegen die zusammengehörigen Zählungen vereinigt und nur die für die 5 Phasen charakteristischen Kurven gezeichnet worden (Fig. 4).

Die ausschliesslich endständigen, bis zum 20. Juli auf-

blühenden Köpfchen ergaben einen Gipfel bei 9 (Fig. 4 I) und eine Neigung nach rechts. Im folgenden Zeitraum, vom 20. Juli bis zum 3. August, liefert ein Gemisch von end- und seitenständigen Köpfchen einen Nebengipfel bei 10 und einen Hauptgipfel bei 13 (II). In der Hauptperiode, vom 3. Aug. bis zum 13 Sept., wo ausschliesslich Köpfchen höherer Ordnung zur Zählung gelangen, ergeben diese einen einzigen Gipfel bei 13 (III). Hiermit ist der höchste Gipfelstand erreicht. Die grosse Anzahl der Minusabweicher lässt jedoch bereits vermuten, dass die Medianen auch für diesen Zeitraum einen viel niedrigeren Wert als 13 ergeben müssen, nämlich 11,93, 11,73 und 10,98; es findet somit bereits eine Rückbewegung statt. Zwischen dem 13. und 28. Sept. verschwindet der Gipfel bei 13 gänzlich und es entsteht ein niedrigerer bei 12 und ein höherer Doppelgipfel bei 8—9. Man könnte diese Phase (IV) bereits ihrer Kürze wegen als einen Übergang bezeichnen; die folgende (V) mit sehr ausgesprochenem Gipfel bei 8 trägt dagegen mehr den Charakter einer Dauerphase. Da diese vom 28. Sept. bis zum 4. Nov. anhielt, bei Eintritt des Frostes jedoch noch nicht sämtliche Pflanzen ausgeblüht hatten, lassen sich über ein event. Auftreten noch niedrigerer Gipfel nur Vermutungen anstellen. Die Werte der Medianen sind in der letzten Blüteperiode nicht mehr gefallen.

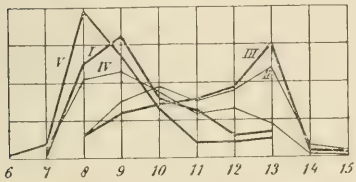


Fig. 4.

Fig. 5 liefert uns den gesuchten Beweis, dass in der Tat Fälle vorhanden sind, wo die Blüteperiodizität sich in einer ganzen, zweiseitigen Kurve ausdrücken lässt. Die erste, steil ansteigende Periode dauert bis zum 13. Aug. und geht dann in eine andere, langsam fallende über.

Die ausschliesslich endständigen Köpfchen ergaben am 20. Juli eine bedeutend niedrigere Mediane als die seitenständigen am 13. August. Da die Pflanzen sich von Anfang an in guter Gartenerde kräftig entwickelten, ist es sehr unwahrscheinlich, dass die Endköpfchen in der sensiblen Periode durch irgend welche nachteilige Einflüsse gelitten haben könnten. Das ganze Verhalten dieser Kultur machte im Gegenteil einen sehr normalen Eindruck.

Die vorkommenden Gipfelzahlen 8 und 13 gehören den Hauptzahlen der Fibonacci-Reihe an; 10 als Multiplum von 5 tritt ebenfalls häufig auf bei den Kompositen, während die in zwei Phasen wiederkehrende Zahl 9 nur von denjenigen zur Fibonacci-Reihe gerechnet wird, die sie als Nachbarzahl von 8 oder als Triplum von 3 noch gelten lassen wollen.

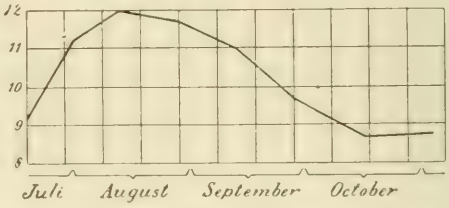


Fig. 5.

Zinnia tenuiflora *Jacq.*

Die vom botanischen Garten in Tübingen bezogene Saat wurde Anfang Mai in gedüngte Gartenerde ausgesät; am 9. Juli wurde an etwa 50 Pflanzen mit der Zählung begonnen. Von dem wechselvollen Bild, das die Blüteperiodizität bei dieser Art zeigt, gibt bereits Tabelle 4 eine Vorstellung.

Tabelle 4.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.																		Total.	Med.	Q	$\frac{Q}{Med.}$
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22				
9. Juli	Endst.			2	29	31	**37**	24	10	4	2									139	9,70	1,05	0,11
31. „	Seitst. u. Endst.			1	5	9	9	11	13	16	22	**24**	16	9	6	7	1	1	1	151	14,02	1,99	0,14
14. Aug.	Seitst.				2	4	2	11	15	**40**	29	32	**33**	17	17	6	–	4	3	215	14,48	1,65	0,11
1. Sept.	„				8	18	18	**47**	36	**56**	45	46	23	16	2	4	3			322	13,11	1,75	0,13
14. „	„			1	18	21	22	**28**	20	**38**	29	9	9	–	3					198	11,95	1,79	0,15
29. „	„	1	8	15	35	47	**56**	37	28	39	17	8	2	1	–	2				296	10,07	1,75	0,17
14. Okt.	„	1	2	15	**44**	42	34	24	19	13	5	4	3							206	9,16	1,15	0,12
		2	10	34	141	172	178	**182**	141	**206**	149	123	86	43	28	19	4	5	4	1527			

Zinnia tenuiflora. Mittlerer Wert der Medianen: 11,78.

Es lassen sich 6 verschiedene Gipfelphasen unterscheiden. Fig. 6. Die ansteigende Periode dauerte über einen Monat und umfasste nicht nur die Zeit, wo die endständigen Köpfchen gezählt wurden, sondern auch die, wo ausschliesslich seitenständige zur Blüte kamen.

Während der Gipfel in der ersten Phase bei 10 liegt, erscheint er in der zweiten plötzlich bei 15. In der dritten

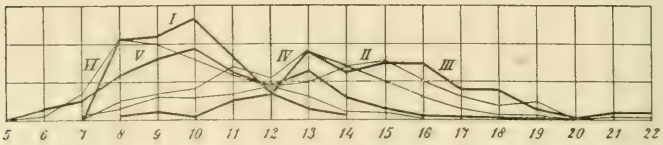


Fig. 6.

glaubt man gleichzeitig zwei Bewegungen, in die positive und in die negative Richtung, zu verspüren; es tritt denn auch ein spitzer Gipfel bei 13 und ein flacher bei 15—16 auf. Hiermit ist der Höhepunkt der periodischen Bewegung erreicht. In der folgenden, einen Monat dauernden Phase, werden zwei Gipfel bei 11 und 13 gebildet; in der vorletzten tritt, wie zu Anfang, ein Maximum bei 10 auf und die letzte ist durch einen noch niedrigeren Gipfel bei 8 charakterisiert.

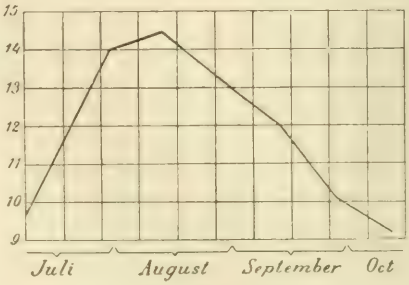


Fig. 7.

Der allgemeine Verlauf der Periodizität wird wiederum durch eine ganze, zweischenkelige Kurve dargestellt (Fig. 7), wobei der linke Schenkel steiler ist als der rechte. Ein Vergleich dieser Kurve mit der entsprechenden für *Zinnia Haageana* (Fig. 5) zeigt, dass die Periodizität im

Ganzen bei beiden Arten sehr ähnlich verläuft, nur ist die Kurve bei ersterer steiler und höher, weil der höchste Medianwert dort 14,48, hier nur 11,93 beträgt.

Nur die Gipfelzahlen 8 und 13 gehören den Hauptzahlen der Fibonacci-Reihe an; die Zahlen 10, 15 und 16 sind nur als Multipla der Hauptzahlen zur Fibonacci-Reihe zu rechnen, während die Zahl 11 gänzlich ausserhalb dieser Reihe liegt.

Anthemis cotula *L.*

Anfang Mai wurde die Saat (bot. Garten Lüttich) im Versuchsgarten auf ein 1 Quadratmeter grosses Beet in stark gedüngte Erde ausgesät. Da bei dieser Art die Strahlblüten sehr oft fehlschlagen, musste ein Teil der Köpfchen unberücksichtigt bleiben, was jedoch auf das Gesamtbild der Periodizität keinen Einfluss gehabt zu haben scheint. Im Laufe von 4 Monaten wurden an 15 Tagen die Strahlblüten von 3863 Köpfchen gezählt. Als Ergebnis lassen sich in Hauptsache 5 verschiedene Blütephasen erkennen, von sehr verschiedener Zeitdauer. Bei der graphischen Darstellung dieser Phasen sind wiederum die Zählungen mit gleichem Ergebnis in Bezug auf die Gipfelverhältnisse zusammengefasst worden (Fig. 8). Dass

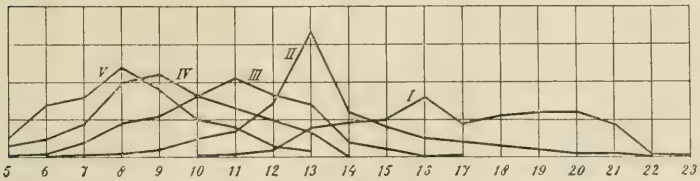


Fig. 8.

ein Stillstand in der periodischen Bewegung in Wirklichkeit nur selten stattfindet, bei dieser Art unter den gegebenen Umständen 2 Mal, darüber klärt uns die Kurve der Medianen auf, Fig. 9.

Tabelle 5.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.																			Total.	Med.	Q	$\frac{Q}{Med.}$
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23				
29. Juni	Endst.							1	–	12	14	12	**15**	10	11	9	8	8	–	2	102	16,30	1,87	0,11
2. Juli	„								2	7	11	12	**17**	8	11	**17**	14	12	–	2	113	17,43	2,15	0,12
14. „	End- u. Seitst.							1	5	6	5	14	**30**	15	23	21	16	11			147	17,33	1,67	0,60
19. „	„								3	24	26	22	**39**	23	22	25	36	28	4		252	17,00	2,36	0,14
24. „	Seitst.					1	1	2	12	**79**	62	57	40	35	34	34	26	10	1		394	15,20	2,07	0,14
30. „	„				1	–	3	12	29	**116**	62	48	36	26	24	17	7	9	1		391	14,06	1,22	0,09
3. Aug.	„				6	6	21	35	64	**185**	51	40	21	18	15	2	6				470	13,05	0,96	0,07
10. „	„		1	1	**7**	20	38	42	82	**171**	48	24	11	6	1	2					454	12,71	0,91	0,05
14. „	„			1	9	24	33	51	72	**115**	30	17	8	2	3	1					366	12,33	1,12	0,09
30. „	„		1	–	8	14	24	36	84	**136**	38	4	9	2	2						358	12,58	0,72	0,06
9. Sept.	„	2	3	13	31	35	53	**69**	53	46	14	6	0	2							327	10,88	1,40	0,12
17. „	„	5	10	17	39	**43**	30	15	19	13	1										192	9,08	1,70	0,19
28. „	„	9	20	17	**22**	19	11	10	5	1											114	8,00	1,47	0,18
13. Okt.	„	5	16	22	**31**	16	13	7	4	4											118	8,01	1,26	0,16
27. „	„	1	4	8	**20**	19	5	5	3												65	8,47	0,71	0,08
		22	55	79	174	197	232	286	437	**915**	362	256	226	147	146	128	113	78	6	4	3863			

Anthemis cotula. Mittlerer Wert der Medianen: 13,33.

Die erste Phase (29. Juni—19. Juli) Fig. 8 I, umfasst 4 Zählungen an zum grössten Teil endständigen Köpfchen Die Kurve zeigt einen Hauptgipfel bei 16 und einen bogenförmigen rechten Schenkel, der eine grosse Anzahl positiver Abweicher andeutet.

Vom 19. Juli bis zum 30. August ergaben 6 Zählungen stets den gleichen Gipfel bei 13; die Kurve (II) dieser Phase ist denn auch symmetrisch, mit scharf ausgeprägtem Gipfel. Es folgen zwei kurze Phasen mit Gipfeln bei 11 resp. 9 (Kurve III u. IV). Sie führen zur letzten, wiederum konstanten Phase mit Gipfel bei 8 (Kurve V). Diese dauerte vom 17. Sept. bis zum völligen Ausblühen der Pflanzen, Ende Oktober. Die letzten Köpfchen waren nur etwa halb so gross wie die ersten.

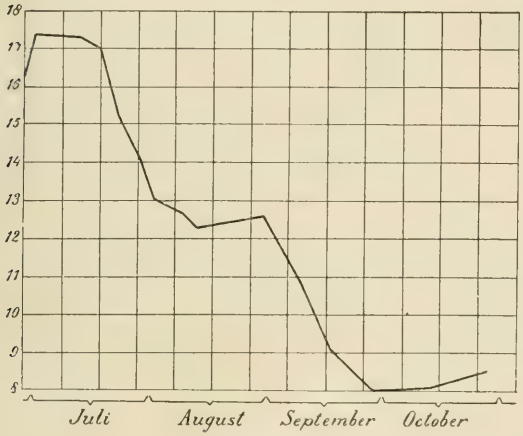


Fig. 9.

Werfen wir noch einen Blick auf die Kurve der Medianen (Fig. 9), so sehen wir, dass die ersten Zählungen ausschliesslich endständiger Köpfchen ein Anwachsen des Durchschnitts der Strahlblüten anzeigen. Darauf tritt beinahe ein Stillstand ein (bis 14. Juli), dann aber während eines Monats ein schnelles Fallen, trotz eines konstant bleibenden Gipfels bei 13, bis Mitte August wiederum ein Stillstand, sogar unbedeutender Aufstieg, zu verzeichnen ist. In den

Phasen mit Gipfeln bei 11 und 9 fallen die Medianen ununterbrochen, bis die letzte Dauerphase mit Gipfel bei 8 erreicht ist. Hier tritt wiederum Stillstand ein. Der leichte Aufstieg beruht wahrscheinlich darauf, dass die letzte Zählung eine zu kleine Anzahl Köpfchen umfasste.

Für die Blütezeit von *Anthemis cotula* sind also 3 verschiedene Gipfel, bei 16, 13 und 8, entsprechend drei verschiedenen Dauerphasen, charakteristisch. Die Gipfel bei 11 und 9 sind von kurzer Dauer und treten nur in den Übergangsphasen auf.

Die beiden ersten Hauptphasen mit Gipfeln bei 16 und 13 gehen plötzlich in einander über: es kommt nicht zur Bildung eines Zwischengipfels. Der Gipfel bei 13 überspringt die Zahl 12 und verwandelt sich in einen Gipfel bei 11 (keine Fibonacci-Zahl). Die sonst häufig vorkommende Zahl 10 wird wiederum übersprungen und ein Gipfel bei 9 (nur als Dreifaches von 3 zur Fibonacci-Reihe gehörig) gebildet.

Ein Blick auf die Zahlentabelle zeigt sehr anschaulich die Verschiebung oder Wanderung der Frequenz von rechts nach links. Nur in den letzten Phasen wird bei der Variante 5 Halt gemacht.

Calendula arvensis *Linn.*

Von dieser Art gelangten drei verschiedene Kulturen zur Zählung und zwar jede von anderer Herkunft. Die Saat von Gruppe A stammte aus dem botanischen Garten in Karlsruhe und wurde Anfang Mai auf völlig ungedüngtem und seit Jahren brachliegendem Boden im eigenen Garten ausgesät. Das etwa 1 m² grosse Beet stand im Halbschatten. Die Saat von Gruppe B war aus dem botanischen Garten in Tübingen bezogen worden, die von Gruppe C aus Portici bei Neapel. Die Aussaat von B

Tabelle 6.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.																						Total.	Med.	Q	Q Med.
		5	6	7	3	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26				
1. Juli.	Endst.									2	—	—	—	3	1	4	8	**20**	3					41	20,62	0,80	0,04
4. „	„													4	4	7	10	**21**	4	1				51	20,52	0,98	0,05
11. „	End- u. Seitst.												1	3	3	6	12	**68**	26	11	5	3	2	140	21,16	0,66	0,03
19. „	Seitst.												3	7	16	15	30	**81**	28	10	14	2	2	208	20,91	0,89	0,04
28. „	„									2	3	7	16	14	27	30	49	**80**	25	17	12	5		287	20,41	1,37	0,07
7. Aug.	„						1	2	3	**31**	14	13	**61**	32	30	32	31	36	12	5	2			305	19,81	2,06	0,11
14. „	„							5	1	**19**	11	15	**26**	21	24	23	16	23	9	—	1			194	17,45	2,10	0,12
10. Sept.	„					1	3	11	10	**29**	17	9	**27**	10	4	6	11	3	4					145	14,67	1,89	0,13
16. „	„					5	9	8	7	**32**	9	9	12	3	6	5	4	4						113	13,36	1,88	0,14
21. „	„		2	1	6	1	3	6	7	7	5	4	**8**	—	—	—	2	3						55	12,71	2,34	0,18
28. „	„	2	—	2	4	3	4	4	1	**8**	1	3	5	4	2	1	—	2						46	12,87	3,19	0,24
		2	2	3	10	10	20	36	29	**130**	60	60	**159**	101	117	129	173	**341**	111	44	34	10	4	1585			

Calendula arvensis. Mittlerer Wert der Medianen: 17,68.

und C fand Anfang Mai im Versuchsgarten statt, auf 1,5 m² grosse Beete in stark gedüngte Gartenerde. Sie standen in voller Sonne.

Im folgenden soll nur A ausführlich behandelt, B und C aber vergleichsweise herangezogen werden.

Gruppe A.

Die Pflanzen dieser Gruppe begannen Ende Juni zu blühen und die Zählungen dauerten vom 1. Juli bis zum 28. September.

Calendula arv. ist durch zwei Haupt-Blütephasen charakterisiert, wie bereits die Zahlentabelle erkennen lässt. Die erste dauert von Ende Juni bis Ende Juli (28. Juli) und zeichnet sich durch einen scharfen Gipfel bei 21 aus (Fig. 10 Kurve I); die zweite (II) dauert doppelt so lange, von Ende Juli bis Ende September, und stellt eine polymorphe Kurve dar mit Gipfeln bei 16 und 13. Der Übergang von der ersten in die zweite Phase vollzieht sich ganz

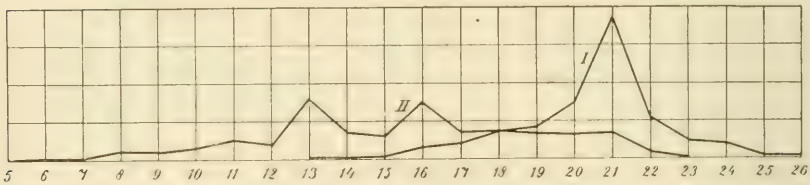


Fig. 10.

plötzlich, in wenigen Tagen. Bemerkenswert ist jedoch, dass trotz dieses Verspringens der Gipfel die Periodizität gerade in diesem kritischen Zeitpunkte gleichmässig und stetig fortschreitet, denn die Mediane beträgt am 28 Juli, also noch in der Phase mit Gipfel bei 21, 20,41 und am 7 Aug., am Anfang der zweiten Hauptphase, noch stets 19,81. Die Differenz der Medianen beträgt somit nur 0,6, und ist bedeutend kleiner als zwischen den Zählun-

gen vom 7. und 14. August, wo sie bis zu 2,3 steigt, trotz der Konstanz der Gipfel. Der vorliegende Fall ist bezeichnend für die Art und Weise, in welcher die Periodizität vorwärtsschreitet. Betrachten wir nämlich die Frequenzen der Zählung vom 28 Juli, so sehen wir, dass die Zahl der negativen Abweicher stark zugenommen hat. Dann (7 Aug.) erfolgt die sprungweise Änderung der Gipfel, wobei, im Gegensatz zum vorigen Verhalten, gerade die positiven Abweicher in der Überzahl sind. Während nun in der ganzen folgenden Hauptphase die Gipfel unverändert bleiben, findet trotzdem eine stetige Wanderung der Frequenz im negativen Sinne statt.

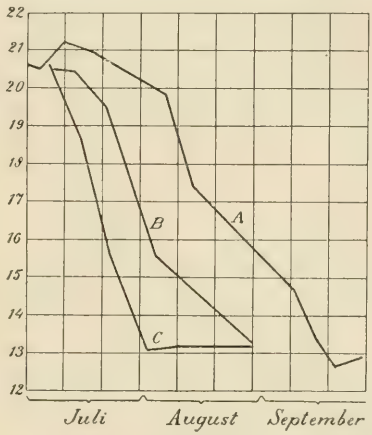


Fig. 11.

Die Kurve der Medianen (Fig. 11 A) verzeichnet ganz am Anfang ein unbedeutendes Sinken, woran vermutlich die ungenügende Anzahl der untersuchten Köpfchen Schuld ist. Gleich darauf findet bis zum 19. Juli ein regelmässiges Aufsteigen statt. Von diesem Zeitpunkte an fällt die Kurve ununterbrochen bis zum Schluss der Blütezeit, wo, vermutlich wieder infolge der zu kleinen Anzahl der gezählten Köpfchen (46), ein übrigens bedeutungsloses Aufsteigen zu beobachten ist.

Die drei bei *Cal. arv.* auftretenden Gipfelzahlen 21, 16 und 13 gehören alle der Fibonaccireihe an; die erste und letzte der Hauptreihe, die mittlere als Zweifaches von 8 der Nebenreihe.

Gruppe B.

Bei dieser und der folgenden Gruppe fanden die Zählungen nicht in so fortlaufender Weise statt wie bei der ersten. Der etwas späte Anfang der Zählung, wobei die ausschliesslich endständigen Köpfchen nicht mehr einbegriffen werden konnten, ist vielleicht die Ursache, dass die Medianen am Anfang kein Anwachsen der Anzahl Strahlblüten erkennen lassen, wie bei Gruppe A. Im übrigen sind die bei B und C vorgenommenen Zählungen zahlreich und gross genug, um uns von den Gipfelverhälltnissen und dem allgemeinen Verlauf der Periodizität ein zuverlässiges Bild zu geben. Der Kürze halber sind die Zahlentabellen von B und C nur in einem Auszug wiedergegeben worden.

Tabelle 7.

Gruppe B.

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
8. Juli	225	20,51	21
14. „	258	20,45	21
22. „	576	19,50	20
3. Aug.	306	15,65	16
12. „	277	14,92	16 u. 13
30. „	38	13,36	13
	1680		

Während bei Gruppe A auf einen Gipfel bei 21 direkt zwei andere bei 16 und 13 folgten, sehen wir hier einen Übergangsgipfel bei 20 auftreten. Auch bei der folgenden Gruppe erscheint die Zahl 20, hier allerdings als Doppelgipfel 20—21. Im übrigen erscheinen in allen drei Gruppen

dieselben Gipfelzahlen, nämlich 21, 16 und 13, nur kommen diese Zahlen bei jeder Gruppe in etwas anderer Kombination vor.

Tabelle 8.

Gruppe C.

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
7. Juli	204	20,59	21
15. „	238	18,72	21
23. „	400	15,75	20—21, 16, 13
2. Aug.	305	13,07	16 u. 13
13. „	512	13,20	13
30. „	419	13,20	13
	2078		

Auffallend ist hier das gleichzeitige Auftreten von drei Gipfeln, sowie die lang dauernde Phase mit einem einzigen Gipfel bei 13.

Der Verlauf der Periodizität ist aber im Allgemeinen bei allen drei Gruppen gleich; die Kurven der Medianen laufen denn auch im ganzen mittleren Teil ungefähr parallel (Fig. 11).

Bemerkenswert ist jedoch die grosse Differenz in den absoluten Werten der Medianen. Die Pflanzen der Gruppe A brachten während der ganzen Blüteperiode Köpfchen mit einer höheren Anzahl Strahlblüten hervor, als die der anderen Gruppen. Nun ist dies eine Erscheinung, die, wie wir sehen werden, sehr gut mit den bei *Laya platyglossa* und *Dimorphoteca pluvialis* erhaltenen Resultaten übereinstimmt. Auch diese Arten ergaben, auch bei Saat von gleicher Herkunft, im eigenen Garten eine weit

grössere Anzahl Strahlblüten als im Versuchsgarten. Es ist sehr wohl möglich, dass der in letzterem seit mindestens 30 Jahren angewandte ausschliessliche Gebrauch von tierischem Düngstoff einen Überfluss an Stickstoffnahrung und eine Verarmung an Phosphaten und anderen Aschenbestandteilen zur Folge gehabt hat, was für die Blütenbildung von nachteiligem Einfluss sein könnte. Durch die alljährliche Entfernung der ausgeblühten Pflanzen im Versuchsgarten sind die mineralischen Baustoffe dem Boden regelmässig entzogen worden, während im eigenen Garten infolge des langjährigen Brachliegens ständig Gründüngung stattgefunden hat, die für die Blütenbildung vermutlich von günstigem Einfluss gewesen ist.

Nun ist der Einwand zwar sehr berechtigt, dass der Unterschied der Mittelwerte in den verschiedenen Gruppen in der Verschiedenheit der Herkunft der Saaten begründet sein könnte. Hierfür scheint auch die Tatsache zu sprechen, dass auch die im selben Versuchsgarten gewachsenen Kulturen B und C eine wenn auch kleinere Differenz in den Mittelwerten aufweisen. Die Möglichkeit ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass der Boden im Versuchsgarten einige lokale Verschiedenheiten aufweist. Die betreffenden Beete befanden sich in einer Entfernung von 16 Metern und tatsächlich machte sich bereits bei der Aussaat eine lokale Verschiedenheit in der Härte (Lehmgehalt) des Bodens bemerkbar.

Zwei Möglichkeiten stehen also offen und eine Entscheidung könnten nur neue, spezielle Kulturversuche herbeiführen.

Auffallend bleiben jedoch die hohen Werte, welche die Medianen von Gruppe A ergaben: sie stimmen, wie bereits erwähnt, mit den bei den folgenden Arten erhaltenen Ergebnissen vollständig überein.

Verhalten der Periodizität bei drei heterokarpen Kompositen.

1. **Laya platyglossa.**

Obige Art sowie die beiden folgenden, *Sanvitalia procumbens* und *Dimorphotheca pluvialis*, kultiviere ich seit einigen Jahren, um zu untersuchen, ob die aus Randfrüchten gezogenen Pflanzen eine höhere Anzahl Strahlblüten in den Köpfchen hervorbringen als die aus den Scheibenfrüchten hervorgegangenen und, wenn dies der Fall, ob sich diese Eigenart im Lauf der Generationen steigern lässt. Da meiner Erfahrung nach auch für diese Untersuchung lückenlos auf einander folgende Zählungen erforderlich sind, konnten diese gleichzeitig auch zur Beantwortung der uns hier beschäftigenden Frage beitragen.

Die Rand- und Scheibenfrüchte sind bei *Laya plat.* leicht zu unterscheiden, da erstere von den Hüllblättern eingeschlossen werden, letztere dagegen frei bleiben.

Im Jahre 1909 wurde die erste getrennte Aussaat einer Partie Rand- und Scheibenfrüchte vorgenommen, welche eine *Laya*-Gruppe des botanischen Gartens 1908 geliefert hatte. Diese erste Generation wird in einem späteren Abschnitt vergleichsweise behandelt werden; betrachten wir im Folgenden dagegen das Verhalten der Periodizität bei der zweiten Generation, welche durch regelmässigere Zählungen genauer untersucht worden ist als die erste.

Anfang Mai 1910 wurden im Versuchsgarten die Rand- und Scheibenfrüchte der zweiten Generation wiederum getrennt ausgesät, auf 1 × 1,5 M². grosse Beete, in einer Entfernung von etwa 12 Metern.

Der erste Unterschied, der sich im Verhalten der Rand- und Scheibenfrüchte merkbar machte, bestand darin, dass erstere, als Gruppe A bezeichnet, etwa 14 Tage später

keimte als letztere, Gruppe B. Die gleiche Erscheinung wurde von Correns[1]) bereits bei *Dimorphoteca pluvialis* beobachtet und ist im vorliegenden Fall vielleicht auf den Umstand zurückzuführen, dass die Keimung der Randfrüchte durch den Widerstand, welche die Durchbrechung der Hülle verursacht, eine Verzögerung erleidet. Diese hat nun eine Verschiebung aller von der Periodizität durchlaufenen Phasen zur Folge, sodass die aus den Scheibenfrüchten hervorgegangenen Pflanzen 14 Tage früher zu blühen anfangen als die entsprechenden der Randfrüchte. Bei letzteren dagegen dauert die Blütezeit etwa 2—3 Wochen länger als bei ersteren.

Betrachten wir zuerst den Verlauf der Periodizität bei den Gruppen A und B gesondert.

Die Zahlentabelle 9 von A lässt inbezug auf die Gipfelbildung 3 Phasen erkennen, zwei Haupt- und eine Nebenphase. Die erste dauert von Anfang Juli bis Anfang August und zeichnet sich durch einen Gipfel bei 13 aus, die zweite, von 2. bis 11. August, bildet als Übergang ausser dem Gipfel bei 13 einen zweiten bei 10 und die letzte, 2 Monate dauernde Phase, ist durch einen sehr scharf ausgeprägten Gipfel bei 8 charakterisiert.

Fig. 12 zeigt die graphische Darstellung dieser 3 Phasen. Der steile Gipfel bei I wiederholt sich gleichsam bei III, nur befindet sich der steil abfallende Schenkel das eine Mal an der positiven, das andere Mal an der negativen Seite. Bei Kurve II ist zwar noch ein deutlicher Gipfel bei 13 zu unterscheiden, aber die grosse Masse der Abweicher bewegt sich bereits wellenförmig nach links, ohne jedoch einen scharfen Übergangsgipfel (bei 10 nur ein stumpfer Gipfel) zu bilden.

1) Das Keimen der beiderlei Früchte der *Dimorphoteca pluv.* Berichte d. deutsch. Bot. Gesellschaft 1906. Bd. XXIV, Heft 3. p. 173.

Tabelle 9.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen. 4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Total.	Med.	Q	$\frac{Q}{Med.}$
8. Juli.	Endst.					13	17	20	31	18	**56**	6	2	1	164	11,55	1,43	0,12
16. „	„				4	31	28	29	30	37	**95**	9	1		264	11,77	1,65	0,14
24. „	End- en Seitst.					9	14	21	25	47	**151**	22	3	2	294	12,70	0,80	0,06
2. Aug.	Seitst.					23	25	50	57	57	**150**	5	2		369	12,02	1,27	0,10
11. „	„			1	3	52	68	**79**	58	61	**93**	10			425	10,66	1,60	0,15
14. „	„				4	**62**	44	52	43	36	29	2	1		273	10,01	1,47	0,15
30. „	„		3	7	14	**185**	96	75	33	20	34	3	1		471	8,78	1,02	0,11
7. Sept.	„		4	5	19	**151**	56	48	21	19	22	3			348	8,47	1,07	0,13
20. „	„		7	14	29	**177**	78	32	23	15	18	3			396	8,34	0,81	0,10
1. Okt.	„		2	6	19	**124**	47	19	10	10	15	1	—	1	254	8,31	0,77	0,09
13. „	„	1	7	6	16	**164**	41	23	11	23	13	1			306	8,25	0,79	0,10
24. „	„		5	5	20	**105**	36	17	9	6	5				208	8,20	0,69	0,08
8. „	„		3	7	15	**60**	16	14	5	8	3				131	8,34	0,76	0,09
		1	30	51	143	**1156**	566	479	356	357	**684**	65	10	5	3903			

Laya platyglossa, Gruppe A. 1910.
(aus Randfrüchten gezogen).

Mittlerer Wert der Medianen: 9,77.

TABELLE 10.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.												Total.	Med.	Q	Med Q
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
23. Juni.	Endst.			11	**196**	119	45	41	22	18	2			454	8,67	0,10	0,1
26. „	„	3	5	20	**266**	114	49	27	12	31	1			528	8,39	0,75	0,0
1. Juli.	End- u. Seitst.			5	**113**	96	90	63	59	**145**	17	3	1	542	10,41	1,90	0,1
7. „	„	1	1	—	36	47	47	49	69	**109**	6			365	10,52	1,34	0,1
13. „	„			1	54	61	64	53	47	**71**	4	1		356	10,46	1,58	0,1
16. „	Seitst.				53	54	54	47	64	**88**	4	1		365	10,96	1,19	0,11
20. „	„			1	57	58	63	71	52	**82**	2			386	10,70	1,55	0,14
24. „	„			4	102	**120**	106	69	**81**	**81**	1			564	10,03	1,49	0,1
1. Aug.	„	1	2	14	**252**	138	103	64	50	29	1			654	8,92	1,11	0,1
7. „	„	1	2	16	**226**	75	60	28	17	22	1			448	8,41	0,90	0,11
13. „	„	1	1	11	**172**	75	53	40	27	24				404	8,73	1,15	0,1
30. „	„		5	18	**218**	45	27	28	20	14	1			376	8,26	0,79	0,0
9. Sept.	„	7	13	32	**171**	34	32	16	8	7				320	8,13	0,67	0,08
21. „	„	11	15	39	**195**	24	21	7	6	1				319	7,98	0,41	0,0
4. Okt.	„	21	28	43	**154**	13	7	4	—	3				273	7,79	0,64	0,0
13. „	„	30	31	33	**135**	21	2	1	1					254	7,64	0,82	0,10
24. „	„	25	29	31	**113**	9	5	2						214	7,69	0,84	0,10
		101	132	279	**2503**	1103	828	610	535	**725**	40	5	1	6872			

Laya platyglossa, Gruppe B. 1910.
(aus Scheibenfrüchten gezogen).

Mittlerer Wert der Medianen: 9,04.

Wenden wir uns der aus den Scheibenfrüchten hervorgegangenen Gruppe B zu, so zeigt uns bereits Tabelle 10 ein ganz anderes Bild.

Die erste Phase beginnt mit derselben Gipfelzahl, mit welcher die letzte endet, nämlich 8. In der nächsten Phase wird mit Konservierung der Zahl 8 plötzlich ein zweiter Gipfel bei 13 gebildet, mit dem Gruppe A sogleich einsetzt.

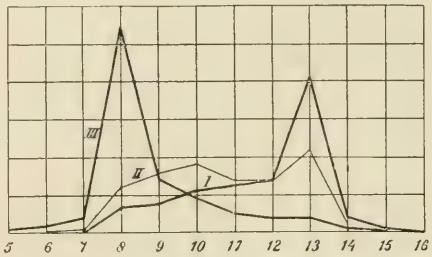


Fig. 12.

Erst in der dritten Phase tritt ausschliesslich ein Gipfel bei 13 auf; die negativen Abweicher sind aber so zahlreich, dass es, wie Kurve III Fig. 13 zeigt, zur Stufenbildung kommt. Ebenso asymmetrisch ist Kurve IV, welche den Zustand vom 24. August wiedergibt.

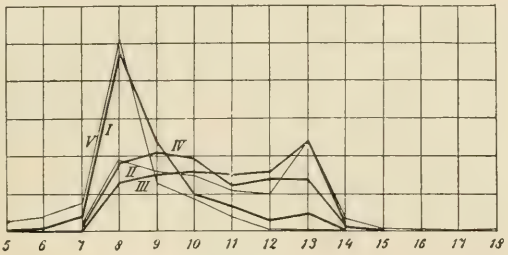


Fig. 13.

Die ganze, sehr lebhafte Gipfelwanderung vollzieht sich hier in nur 10 Tagen. Diese Zeit brauchte somit Gruppe B, um aus der einen Dauerphase (mit Gipfel 13) in die andere (mit Gipfel 8) überzugehen. Mitten in diesem Wanderzustand beobachteten wir einen Doppelgipfel bei 12—13 und einen noch höheren, stumpfen Gipfel bei 9. Bei A lag der Übergangsgipfel bei 10. Dieser Unterschied ist

bedeutungslos, denn wäre die Zählung bei B einen Tag früher oder bei A einen oder mehrere Tage später ausgeführt worden, so hätten wir wahrscheinlich ebenso gut das Umgekehrte feststellen können, nämlich bei A die Gipfelzahl 10 und bei B 9.

Vom 1. Aug. an treffen wir bei B die beinahe 3 Monate dauernde Periode mit Gipfel bei 8 an. Gruppe A tritt, dem späteren Beginn der Blütezeit entsprechend, erst 14 Tage später in diese Phase ein. Vergleichen wir die Zahlentabellen der beiden Gruppen in dieser letzten Phase, so fällt uns das verschiedene Verhalten ihrer Abweicher auf. Die Nachkommen der Scheibenfrüchte weisen mehr negative, die der Randfrüchte mehr positive Abweichungen auf,

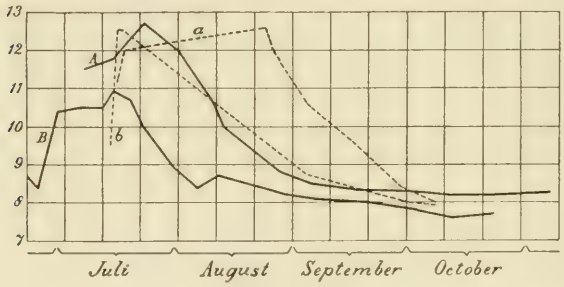


Fig. 14.

ein Verhalten, das auch in der Kurve der Medianen Fig. 14 zum Ausdruck kommt.

Diese bietet wiederum eine Übersicht über den allgemeinen Verlauf der Periodizität bei beiden Gruppen. Am meisten fallen die folgenden Unterschiede ins Auge: 1) die absoluten Werte der Medianen liegen bei A bedeutend höher als bei B, sodass die Kurven einander niemals kreuzen, 2) diese Differenz tritt zwischen Mitte Juli und Mitte August am stärksten hervor und erreicht gegen

Ende der letzten Blütephase ihren Minimalwert, 3) beide Kurven setzen nicht mit dem höchsten Wert ein, sondern steigen allmählich zu demselben an, wobei B tiefer beginnt als A, 4) die Verschiebung der einzelnen Blütephasen infolge der Differenz im Zeitpunkt der Keimung ist auch im Verlauf der Kurven wieder zu erkennen, wobei zum Schluss allerdings ein Ausgleich stattfindet, 5) die allgemeine Richtung der Kurven, somit auch die der periodischen Einflüsse, trägt bei beiden Gruppen denselben Charakter.

Die erste ansteigende Periode dauert bei Gruppe A kürzere Zeit als bei B, ein Verhalten, das sich auch bei den entsprechenden Gruppen von *Sanvitalia procumbens* vortut. Da die Wachstumsbedingungen für die betreffenden Kulturen augenscheinlich dieselben waren und sicher keine Veränderungen vorkamen, könnte dieser Unterschied dem zugeschrieben werden, dass das Vermögen, eine höhere Anzahl Strahlblüten hervorzubringen, bereits in den Keimen der Pflanzen von A vorgebildet gewesen ist.

Von den in beiden Gruppen vorkommenden Gipfelzahlen gehören 13 und 8 wiederum zur Hauptreihe des Fibonacci, 10 zur Nebenreihe, während die häufig bei den Kompositen auftretende Zahl 9 nur als Dreifaches von 3 noch mit der Fibonacci-Reihe in Verbindung steht.

Sanvitalia procumbens.

Auch bei dieser Art sind die Früchte der Strahlblüten von denen der Scheibenblüten äusserst verschieden; auf die zahlreichen Abänderungen der letzteren ist bei der Aussaat jedoch nicht geachtet worden, da es für den vorliegenden Zweck ja nur darauf ankam, die aus Strahlblüten hervorgegangenen Pflanzen von denen der Scheibenblüten zu trennen.

Im Herbst 1907 wurde von einer *Sanvitalia*-Gruppe des botanischen Gartens die Saat gesammelt und in den folgenden drei Sommern gelangten von den aus Randfrüchten gezogenen Pflanzen stets nur die Randfrüchte zur Aussaat, von den aus Scheibenfrüchten gezogenen stets nur die Scheibenfrüchte. Die Aussaat fand stets im Versuchsgarten und am gleichen Tage statt.

Wir betrachten das Verhalten der beiden Gruppen A (Randfrüchte) und B (Scheibenfrüchte) wieder gesondert; sie gehören zur III. Generation 1910.

Der Zeitpunkt des Keimens und dem entsprechend des Auf- und Abblühens lag bei den beiden Gruppen dieser Art nicht so weit auseinander wie bei *Laya platyglossa* und, wie wir sehen werden, bei *Dimorphotheca pluvialis*.

Bei den aus den Randfrüchten hervorgegangenen Pflanzen trat allerdings auch diesmal die Blütezeit etwa 8 Tage später ein, aber in der Schlussperiode war überhaupt kein Unterschied mehr zu bemerken; die Köpfchen nahmen bei beiden Gruppen ständig an Grösse ab, bis die sehr ungünstig werdende Witterung dem Blühen ein Ende machte.

Die Zahlentabelle 11 überzeugt uns sogleich, dass die Zahl 13 als Gipfelzahl für Gruppe A eine grosse Festigkeit erlangt hat. Während 4 Monaten, der ganzen Blütedauer, ist der Gipfel bei 13 konstant geblieben, obgleich inzwischen eine sehr stetige und beinahe vollständige Verschie-

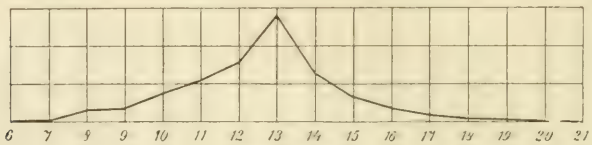


Fig. 15.

bung der Abweichungen von der positiven nach der negativen Seite stattgefunden hat, was auch deutlich an der

TABELLE 11.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.																Total.	Med.	Q	Q Med.
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21				
9. Juli.	Endst.				1	7	12	16	**52**	32	21	26	4	12	8	1		192	13,75	1,44	0,10
19. „	„			1	—	4	6	21	**63**	**64**	35	30	18	13	3			258	14,03	1,23	0,09
27. „	End- u. Seitst.					2	14	39	**76**	64	64	28	12	14	1	1		315	13,91	1,16	0,08
3. Aug.	Seitst.				5	10	32	44	**116**	69	60	31	18	7	2	1	1	396	13,42	1,14	0,08
12. „	„			3	2	18	76	93	**155**	121	62	27	12	5	2			576	13,12	1,11	0,08
31. „	„		1	14	20	55	59	107	**160**	66	21	10	4					517	12,51	1,08	0,08
17. Sept.	„			21	30	58	82	104	**119**	34	8	4	2					462	11,88	1,17	0,09
24. „	„		3	23	21	43	43	42	**86**	23	8	3	—	2				297	11,87	1,48	0,12
4. Okt.	„	1	1	27	27	70	65	65	**102**	13	3							374	11,44	1,35	0,11
27. „	„			30	41	40	35	49	**94**	8								297	11,55	1,60	0,13
		1	5	119	147	307	524	580	**1023**	484	282	159	70	53	16	3	1	3684			

Sanvitalia procumbeus, Gruppe A. 1910.
(aus Randfrüchten gezogen).

Mittlerer Wert der Medianen: 12,74.

Kolonne der Medianen abzulesen ist. Die Zahlentabelle erweckt hier den Eindruck, als ob eine gewisse Gipfelfestigkeit dem herabdrückenden Einfluss der Periodizität Widerstand böte. Diese Konstanz des Gipfels kommt denn auch in einer symmetrischen, eingipfligen Kurve zum Ausdruck. (Fig. 15).

In auffallendem Gegensatz hierzu steht Tabelle 12. Hier ist es gerade die Unstetigkeit der Gipfelverhältnisse, die ins Auge springt.

Im Allgemeinen lassen sich, trotz einiger Schwankungen, 3 Phasen unterscheiden. In der ersten finden wir ein Maximum bei den Zahlen 10—11—12, mit 11 als Gipfelpunkt. Die Zahl 13 tritt bei den Strahlblüten dieser ausschliesslich endständigen Köpfchen ganz zurück (Fig. 16, I). Die vom 3. Juli bis zum 31. August dauernde Hauptphase (Fig. 16, II) zeigt jedoch, abgesehen von einer Schwankung am 14. Aug., mit Gipfel bei 12, ein ausgesprochenes Maximum bei 13, nur ist der Gipfel etwas niedriger und nicht so steil wie bei Fig. 15. In der Schlussphase III vom 31. Aug. bis Anfang November wird der Gipfel bei 13 beibehalten, es bildet sich aber daneben ein zweiter, etwas höherer bei 10, mit einem dazwischenliegenden Minimum bei 11. Eine unbedeutende Erhöhung is ferner bei 8 zu bemerken.

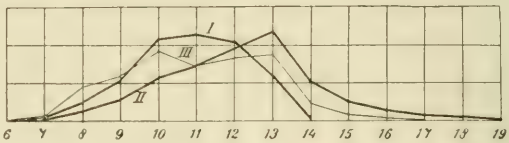


Fig. 16.

Trotz des grundverschiedenen Verhaltens obiger Gruppen inbezug auf Gipfelfestigkeit, zeigt eine vergleichende Betrachtung ihrer Medianen-Kurven Fig. 17 A und B, dass die Periodizität ihre Wirkung in gleichem Sinne auf sie ausgeübt hat. Die Eigentümlichkeiten dieser beiden Kurven

Tabelle 12.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.														Total.	Med.	Q	Q Med.
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
3. Juli.	Endst.	1	2	13	28	55	**56**	51	29	3	5					243	10,90	1,11	0,10
14. „	„			7	17	49	58	63	**79**	45	31	16	7	4	1	377	12,41	1,42	0,11
27. „	End- u. Seitst.		1	—	6	29	34	63	**97**	55	31	7	5	4	1	333	12,84	1,02	0,08
8. Aug.	Seitst.	1	3	15	22	51	89	121	**165**	51	18	10	—	1		547	12,26	1,08	0,09
14. „	„		1	13	21	46	51	**65**	58	34	11	7	2	1		310	11,85	1,34	0,11
31. „	„		6	31	71	87	93	87	**110**	39	18	6				548	11,35	1,50	0,13
17. Sept.	„	1	5	33	54	**89**	72	86	**94**	34	11	6				485	11,34	1,47	0,13
24. „	„		8	61	56	**86**	70	68	**75**	22	4	3	1			454	10,73	1,54	0,14
15. Okt.	„			41	47	67	68	77	**84**	17	12	1				414	11,25	1,49	0,13
4. Nov.	„			11	32	**57**	31	41	34	7	1					214	10,72	1,24	0,12
		3	26	225	354	606	622	722	**825**	307	142	56	15	10	2	3825			

Sanvitalia procumbens, Gruppe B. 1910.
(aus Scheibenfrüchten gezogen).

Mittlerer Wert der Medianen: 11,56.

stimmen sehr gut überein mit denen von *Laya plat.*, denn es gilt wiederum: 1) dass die absoluten Werte der Medianen bei den aus Randfrüchten gezogenen Pflanzen während der ganzen Blütezeit höher sind als bei den aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen, 2) dass diese Differenz in der ersten und mittleren Periode am grössten, zum Schluss der Blütezeit am kleinsten ist: 3) dass die aufsteigende Phase bei A bedeutend höher einsetzt und kürzer dauert als bei B.

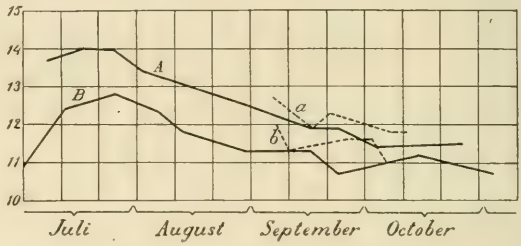


Fig. 17.

Die Gleichheit der äusseren Umstände, unter denen diese beiden Pflanzengruppen seit 3 Generationen kultiviert wurden, deutet, wie bei *Laya plat.*, darauf hin, dass die Eigentümlichkeit, eine hohe Anzahl Strahlblüten hervorzubringen, den aus Randfrüchten hervorgegangenen Pflanzen erblich eigen ist. Obgleich die periodischen Einflüsse bei beiden Gruppen im gleichen Sinne wirkten, hatten sie bei A die Konstanz des Gipfels bei 13 doch nicht erschüttern können.

Da ausschliesslich oder doch teilweise endständige Köpfchen bei beiden Gruppen während einer ungefähr gleich langen Zeitdauer gezählt wurden, spricht der bedeutende Unterschied in der Dauer des Aufstiegs bei A und B nicht dafür, dass letzterer mit der Stellung der Köpfchen zur Hauptaxe in direktem Zusammenhang stehe.

Von den bei *Sanvitalia proc.* auftretenden Gipfelzahlen gehört nur die Zahl 13 der Hauptreihe des Fibonacci an;

10 und 12 gehören zur Nebenreihe und 11 ist keine Fibonacci-Zahl.

Dimorphotheca pluvialis.

Die Saat wurde 1908 einer im Versuchsgarten befindlichen *Dimorphotheca*-Gruppe entnommen. Bei der getrennten Aussaat von Rand- und Scheibenfrüchten wurden nur die extremen Formen berücksichtigt, also die dreiseitigen, länglich walzenförmigen, äusseren Randfrüchte und die glatten, flachherzförmigen Scheibenfrüchte. Die Aussaat fand stets gleichzeitig und im Versuchsgarten, in einer Entfernung von 10—15 Metern statt. Der Umfang der Beete betrug 1,5 M^2.

Wie bei den vorigen Arten begannen auch bei dieser die aus den Scheibenfrüchten gezogenen Pflanzen der Gruppe B etwa 8—14 Tage früher zu blühen als diejenigen der Gruppe A. Diese Beobachtung stimmt gut überein mit den Resultaten der Keimversuche, welche Correns [1]) mit den beiderlei Früchten von *Dimorphotheca pl.* angestellt hat. Nach diesen keimen die Scheibenfrüchte besser und rascher als die Randfrüchte, auch ist der Same bei letzteren etwas schwerer. Eigentümlicher Weise trat auch in der Periode des Abblühens bei beiden Gruppen ein merkbarer Unterschied hervor, indem die aus Randfrüchten gezogenen Pflanzen noch etwa 3—4 Wochen länger blühten als die aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen.

Was nun die Anzahl der Strahlblüten betrifft, so ist der Unterschied bei den beiden Gruppen von *Dimorphotheca pluvialis* lange nicht so gross als bei den vorigen Arten. Sowohl die Tabellen als die Kurven lehren, dass die Periodizität bei A und B in zwei Phasen, ohne Übergang, zum Ausdruck kommt.

---

1) Das Keimen der beiderlei Früchte der *Dimorphotheca pluvialis.* Bericht der Deutschen Bot. Gesell. 1906. Bd. XXIV. Heft 3 p. 173.

Tabelle 13.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.																Total.	Med.	Q	$\frac{Q}{Med.}$
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21				
31. Juli.	Endst.								7	17	58	**146**	57	24	5	2	1	317	16,02	0,61	0,04
6. Aug.	End- u. Seitst.							1	12	17	42	**119**	49	18	6	2		266	16,01	0,62	0,04
10. „	Seitst.					1	2	1	11	20	47	**128**	42	21	7	1		281	15,96	0,64	0,04
14. „	„								14	24	28	**89**	48	27	6			236	16,08	0,85	0,05
24. „	„							3	53	45	79	**159**	65	28	8	2		442	15,46	0,76	0,05
3. Sept.	„							3	17	16	22	**45**	21	3	1			128	15,63	0,69	0,04
13. „	„					3	5	5	**56**	22	27	**55**	20	3	3			199	14,81	1,45	0,10
22. „	„				1	8	21	35	**173**	30	41	**54**	10	4				377	13,21	1,09	0,08
1. Okt.	„			1	9	9	13	12	**50**	13	6	**29**	8	3	2			155	13,17	1,77	0,13
																		63	14,31	1,79	0,12
13. „	„				3	6	4	3	**9**	8	6	**16**	6	2				110	13,71	1,62	0,12
24. „	„	1	—	2	—	2	2	3	**17**	6	3	**9**	1	1				47	13,29	1,32	0,09
		1	—	3	13	29	47	66	**419**	218	359	**849**	327	134	38	7	1	2511			

Dimorphotheca pluvialis, Gruppe A. 1910.
(aus Randfrüchten gezogen).

Mittlerer Wert der Medianen: 15,00.

Tabelle 14.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.														Total.	Med.	Q	Q Med.
		8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21				
24. Juli.	Endst.				1	2	53	59	80	**124**	33	7	3	1		363	15,33	1,02	0,06
7. Aug.	„					5	52	52	90	**133**	34	9	3	2	1	381	15,40	0,96	0,06
11. „	End- u. Seitst.			1	1	2	40	71	75	**114**	30	9	3	—	1	347	15,28	1,02	0,06
14. „	Seitst.					1	40	40	59	**86**	22	7	2			257	15,30	1,02	0,07
24. „	„				1	9	**126**	81	97	**168**	55	11	4	1		553	15,11	1,28	0,08
3. Sept.	„				4	5	**53**	23	35	**63**	14	1	3			201	14,94	1,36	0,10
13. „	„		2	—	8	16	**60**	21	28	**48**	3	2	—	1		189	13,90	1,40	0,10
17. „	„	1	3	16	7	18	**75**	15	27	**30**	5	1				198	13,22	1,15	0,09
1. Okt.	„			4	6	8	**37**	8	14	10	2					89	13,22	1,08	0,08
		1	5	21	28	66	**536**	370	505	**776**	198	47	18	5	2	2578			

Dimorphotheca pluvialis, Gruppe B. 1910.
(aus Scheibenfrüchten gezogen).

Mittlerer Wert der Medianen: 14,63.

Die erste Phase mit Gipfel bei 16 dauert bei Gruppe A, entsprechend dem späteren Aufblühen, etwa 3 Wochen länger (3. Sept.) als bei B (14. Aug.); darauf folgt die zweite Phase mit 2 Gipfeln bei 16 und 13, welche 1½ resp. 1 Monat dauert. Wenn es zwischen diesen beiden Phasen auch nicht zur Bildung von Übergangsgipfeln kommt, und der zweite Gipfel bei 13 sehr plötzlich zum Vorschein tritt, so ist doch an den Medianen in dieser kritischen Periode keine plötzliche Änderung zu merken; ihre Werte fallen im Gegenteil während der ganzen Blüteperiode sehr regelmässig.

Die beiden deutlich verschiedenen Blütephasen von

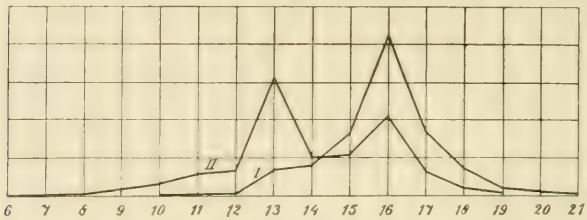


Fig. 18.

A und B, in den Figuren 18 und 19 graphisch dargestelit, zeigen begreiflicher Weise grosse Übereinstimmung. Kurve I von A (Fig. 18) ist symmetrischer und der Gipfel höher als bei B (Fig. 19 I), wo eine grosse Anzahl negativer Abweichungen eine bedeutende Erhöhung bei 13 bewirkt. Bei

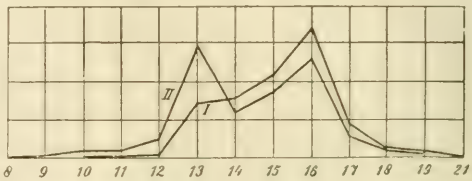


Fig. 19.

Gruppe A bringen in der ersten Phase 41,1 % der Köpfchen 16 Strahlblüten hervor, bei B 33,9 %.

Beim Vergleich der Kurven II von A und B fällt

es auf, dass bei A, Fig. 18 der Gipfel bei 16 niedriger und bei 13 etwas höher ist als bei Gruppe B, Fig. 19. Während die Zählungen bei B nur bis zum 1. Oktober stattfinden konnten, wurden sie bei A bis zum Ende des Monats fortgesetzt. Die ungünstige Witterung des Spätherbstes kann auf die Ausbildung der Strahlblüten bei A ungünstig gewirkt haben.

Wenden wir uns zum Schluss dem in Fig. 20 veranschaulichten allgemeinen Verlauf der Periodizität zu, so bemerken wir, dass die erste, ansteigende Periode viel weniger stark ausgeprägt ist als bei *Laya platyglossa* oder *Sanvitalia procumbens*. A beginnt mit einer Phase gleich hoher Mittelwerte; im weiteren Verlauf findet ein Wechsel von Fallen, Steigen und Stillstand statt. Da die beiden letzten Zählungen sich nur über je etwa 50 Köpfchen erstreckten und so kleine Zählungen leicht Unregelmässigkeiten im Kurvenverlauf verursachen, ist dem Aufstieg während des Monats Oktober wohl keine grosse Bedeutung beizulegen. Kurve B verzeichnet, abgesehen von dem unbedeutenden Aufstieg in der Anfangs- und dem Stillstand in der Schlussperiode, ein ununterbrochenes Fallen. Der Distanzunterschied der beiden Kurven ist in der ersten Periode am grössten und verschwindet Ende September vollständig.

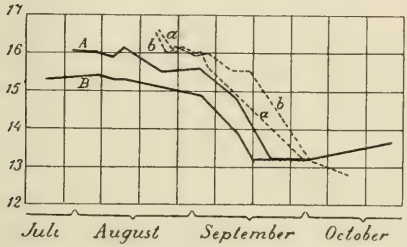


Fig. 20.

Von den bei *Dimorphotheca pluv.* vorkommenden Gipfelzahlen gehört die Zahl 13 der Hauptreihe des Fibonacci an, die Zahl 16 als Multiplum von 8 der Nebenreihe.

Was die Angaben in der Literatur über *Dimorphotheca pluv.*

betrifft, so fand Weisse[1]) am Anfang der Blütezeit entschieden die Zahl 13, später an grösseren Köpfchen auch die Zahl 21 als Gipfelzahl der Strahlenkurve. Da Weisse jedoch keine Zahlenwerte und Data anführt, können wir seine Angaben nicht mit den unsrigen vergleichen. Anders verhält es sich mit den von Correns[2]) erhaltenen Resultaten bei seinem Vererbungsversuch mit *Dimorphotheca pluv.*: diese stimmen in sofern in auffälliger Weise mit den meinigen überein, als Correns im Jahre 1903, wo er die Zählungen relativ spät vornahm, zwischen dem 10. August und 4. September, sowohl bei den aus Rand- als aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen Pflanzen die Zahl 13 als Hauptgipfelzahl für die Strahlblüten erhielt. Im folgenden Jahr, wo die Zählungen relativ früh stattfanden (20. Juli bis 6. August), stellte Correns jedoch bei 4 Gruppen in einheitlicher Weise einen Hauptgipfel bei 16 und einen Nebengipfel bei 13 fest. Genau die gleichen Gipfelverhältnisse habe ich bei meinen Gruppen im Laufe desselben Jahres beobachten können und daher zwei deutliche Blütephasen unterschieden. Man könnte einwenden, dass die Zählungen von Correns nicht im gleichen Sommer stattfanden und dass die Saison-Einflüsse in verschiedenen Jahren sehr verschieden sein können. Das ist auch sicher der Fall, nur glaube ich, dass die periodischen Einflüsse, nach den im Vorhergehenden ausgeführten Beispielen, in jedem Jahr vielleicht in Bezug auf den Grad verschieden wirken werden, in Bezug auf die Richtung jedoch in gleicher Weise. Die Zahl der Strahblüten wird z. B. entweder vom ersten

1) Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik 1897. Bd. 30, p. 469.

2) l. c.

Aufblühen bis zum Schluss der Blütezeit stets fallen oder anfangs steigen und dann fallen. Eine Wirkung der Periodizität im umgekehrten Sinne ist nicht denkbar.

Sehr wahrscheinlich hat Correns im Jahre 1903 die zweite von mir bei *Dimorphotheca pluv.* beobachtete Blütephase getroffen (Gipfel bei 13), 1904 dagegen die erste mit Gipfel bei 16. Dies würde auch sehr gut mit der von Correns[1]) selbst gemachten Beobachtung übereinstimmen, dass nach einer einmonatlichen Unterbrechung der Zählungen der Hauptgipfel bei 16 ganz verschwunden und der Nebengipfel bei 13 zum Hauptgipfel geworden war.

Die im vorhergehenden bei *Laya plat.*, *Sanvitalia procumbens* und *Dimorphotheca pluvialis* beobachtete Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten spricht in überzeugender Weise dafür, dass auch für die Vererbungsversuche mit heterokarpen Kompositen erst der Charakter der Periodizität durch lückenlos aneinander schliessende Zählungen festgestellt werden muss, bevor man die für die einzelnen Gruppen (aus Rand- resp. Scheibenfrüchten hervorgegangen) erhaltenen Resultate mit einander vergleichen darf. Der Einwand, dass diesem Fehler dadurch abgeholfen werden könnte, dass man die Zählungen bei den verschiedenen Gruppen stets am gleichen Tage vornimmt, erscheint hinfällig, wenn man bedenkt, dass, wie für die drei erwähnten Arten bewiesen worden ist, infolge der bei den Randfrüchten später erfolgenden Keimung als bei den Scheibenfrüchten eine Verschiebung der aufeinander folgenden Blütephasen eintritt, so dass die gleiche Phase, d. h. die gleichen Gipfelverhältnisse, bei den aus Rand- resp. aus Scheibenfrüchten gezogenen Pflanzengruppen an einem verschiedenen Zeitpunkt auftreten können.

1) l. c. p. 169.

Die Periodizität bei der gleichen Art und am gleichen Standort, aber in verschiedenen Jahren.

Im Anschluss an die vorhergehende Behandlung der drei Arten heterokarper Kompositen dringen sich in Hauptsache 4 Fragen auf: 1) trug die Periodizität bei denselben Arten und Gruppen im Jahre 1909 den gleichen Charakter wie 1910? 2) traten in den aufeinander folgenden Jahren die gleichen oder andere Gipfel auf? 3) sind die für A und B 1910 erhaltenen Mittelwerte (Medianen) dieselben wie die von 1909, d. h. haben sich die Abstände (absoluten) der Kurven von der Abszisse seit dem Jahre 1909 verändert? 4) Wie verhält sich die Differenz der für A und B gefundenen Mittelwerte in aufeinander folgenden Jahren? d. h. haben sich die Abstände (relativen) zwischen den beiden Kurven A und B seit 1909 vergrössert, verkleinert oder sind sie gleich geblieben?

Obgleich sich obige Fragen im grossen ganzen in gleicher Weise werden beantworten lassen, möge doch, der einzelnen Abweichungen wegen, jede der drei Arten (*Laya plat.*, *Sauvitalia proc.* und *Dimorphotheca plur.*) gesondert betrachtet werden.

Der Kürze halber sind im Folgenden nicht die vollständigen Zahlentabellen wiedergegeben, sondern nur die Data der Zählungen, die totale Anzahl der zugehörigen Köpfchen und die Gipfelzahlen. Diese Grössen genügen für eine vergleichende Betrachtung, wie wir sie an der Hand der graphischen Darstellung der Mittelwerte vornehmen werden.

Ein unverbesserlicher Übelstand, der eine rückhaltlose Beantwortung obiger Fragen verhindert, besteht jedoch darin, dass die Zählungen vom Jahre 1909 nach der bis

jetzt fast allgemein üblichen Methode vorgenommen wurden, wobei, zu willkürlichen Zeiten oder wenn die Pflanzen im reichsten Blütenflor zu stehen schienen, eine grössere Anzahl von Köpfchen scheinbar wahllos aus einer grossen Gruppe von Pflanzen gepflückt wurde. Die Wichtigkeit der Rolle, welche die Periodizität bei der Bildung der Strahlblüten spielt, war mir damals noch unbekannt.

Die A und B (1910) entsprechenden Gruppen des Jahres 1909 sind mit *a* und *b* bezeichnet worden.

Tabelle 15.

Laya platyglossa.

I. Generation 1909. Gruppe *a* (aus Randfrüchten gezogen).

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
17. Juli	111	11,22	13
19. „	102	12,02	13
25. Aug.	139	12,63	13
27. „	104	12,0	13
5. Sept.	92	10,6	10
17. „	144	9,61	8
30. „	237	8,38	8
8. Okt.	198	7,87	8
	1127		

Tabelle 16.

Gruppe *b* (aus Scheibenfrüchten gezogen).

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
14. Juli . . .	419	9,36	8
15 „ . . .	407	9,48	8
17 „ . . .	185	12,65	13
18 „ . . .	270	12,54	13
5 Sept. . . .	181	8,67	8
17 „ . . .	262	8,39	8
29 „ . . .	256	8,12	8
9 Okt. . . .	256	7,97	8
	2236		

Figur 14, Seite 142, zeigt das Kurvenpaar A und B, das uns über den allgemeinen Verlauf der Periodizität im Jahre 1910 orientiert, und das entsprechende Kurvenpaar *a* und *b* des Jahres 1909.

Trotzdem beim Beginn der Zählungen 1909 nicht auf das Abpflücken der primären Köpfchen geachtet wurde, ist doch noch ein Teil der ersten ansteigenden Periode mit einbegriffen worden. Nach Analogie mit dem Verlauf der Kurven von 1910 ist es sehr wahrscheinlich, dass auch die Kurven *a* und *b* tatsächlich länger angestiegen sind, als die Figur angibt. Leider wurden die Zählungen gerade in diesem entscheidenden Zeitpunkt unterbrochen; für *a* vom 19. Juli bis zum 25. August, für *b* vom 18. Juli bis zum 5. September.

Im Augenblick, wo die Zählungen wieder aufgenommen wurden, waren beide Kurven bereits im Fallen begriffen;

b hatte sogar die Schlussperiode bereits erreicht. Der allgemeine Charakter der Kurven von 1909 und 1910 ist augenscheinlich trotz dieser Unvollständigkeit der Untersuchung der gleiche. Wir finden bei beiden die aufsteigende, kürzere Periode und die längere, absteigende.

Was die Gipfelzahlen betrifft, so stimmen diejenigen des Jahres 1909 beinahe völlig mit denen von 1910 überein. Die aus Randfrüchten gezogenen Pflanzen (A und *a*) setzen in beiden Generationen mit einem Gipfel bei 13 ein, dann tritt bei A ein Übergangsgipfel bei 10 auf unter Beibehaltung des höheren bei 13 (11. Aug.), während *a* die Zahl 10 als einzigen Gipfel aufweist (5. Sept.). Die Gruppen B und *b* dagegen fangen beide mit dem niedrigeren Gipfel bei 8 an, machen dann eine Phase mit der Gipfelzahl 13 durch, um schliesslich zum Gipfel bei 8 zurückzukehren. Die einzelnen Phasen wurden 1909 etwa 3 Wochen später erreicht als 1910; der besonders kalte und nasse Sommer von 1909 kann diese Verzögerung in der Blütenentwicklung sehr wohl verursacht haben.

Die Antwort auf die dritte Frage nach den 1910 erhaltenen Durchschnittswerten (Medianen) bei den Gruppen A und B im Vergleich zu denen von *a* und *b* 1909 lautet für alle drei Arten gleich, nämlich: die Kurvenpaare von 1909 liegen sämtlich bedeutend höher als diejenigen von 1910 (sieh Fig. 14, 17 und 20), d. h. der Wert der Medianen, somit die Anzahl der Strahlblüten, ist (mit Ausnahme der Schlussphase) in allen entsprechenden Blütephasen 1909 grösser gewesen als 1910. Mit der oben erwähnten Ungunst der Witterung von 1909 scheint diese Tatsache allerdings im Widerspruch zu stehen. Eine Erklärung für diese Erscheinung liegt möglicherweise in dem Umstand, dass im Jahre 1909 stets Köpfchen von einem grossen Beete gepflückt wurden, wobei nicht darauf geachtet wurde, dass stets alle zur Blüte gekommenen Köpfchen

von einer genau begrenzten Pflanzengruppe gepflückt wurden. Auch vollkommen absichtslos wird das Auge unwillkürlich die grösseren Köpfchen aussuchen, wie die Erfahrung es bereits auch anderen Untersuchern gelehrt hat. Ich erinnere an das Beispiel von *Primula elatior*, [1]) bei der die kurzstieligen und langstieligen Formen am natürlichen Standort ungefähr in derselben Anzahl vorkommen sollen, während beim Pflücken die langstieligen oft unwillkürlich bevorzugt werden.

Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass auch andere, unbekannte Ursachen dieser Differenz zu Grunde liegen. Derartige Zweifel können eben nur durch Zählung sämtlicher Köpfchen einer scharf begrenzten Gruppe von Pflanzen vermieden oder gelöst werden.

Die letzte Frage lautete: bringen die aus Randfrüchten hervorgegangenen Pflanzen in der zweiten Generation einen grösseren Prozentsatz Strahlblüten hervor als in der ersten? resp. einen kleineren bei den Scheibenfrüchten?

Wegen der Unvollständigkeit der Zählungen von 1909 können wir nicht, wie für 1910, den Durchschnittswert sämtlicher Medianen einer Kurve mit dem einer anderen vergleichen, sondern müssen uns zur Beantwortung obiger Frage mit einer Schätzung und Vergleichung der Abstände zwischen den zusammengehörigen Kurvenpaaren begnügen. Es zeigt sich dann, dass die Abstände zwischen den Kurven A und B (1910) nicht grösser sind als zwischen *a* und *b* (1909), was besagt, dass eine Wirkung der Selektion hier nicht nachweisbar ist.

Nebenbei sei bemerkt, dass in einem Fall, wie der vorliegende, auch die Prozentsätze zum Vergleich nicht

1) De Bruijker. De heterostylie bij *Primula elatior* Jacq. Handel. van het twaalfde Vlaamsch Nat. en Geneesk. Congres 1908, p. 245—246.

herbeigezogen werden dürfen. Diese Methode ist für Arten mit ausgesprochener Blühperiodizität und vor allem bei lückenhaften Zählungen nicht zulässig. Exakter Weise dürfen nur die Prozentsätze einer bestimmten Strahlblütenzahl von Gruppen verglichen werden, die sich in der gleichen Blütephase befinden. Bei Unkenntnis des Periodizitätsverlaufs und bei regellosen Zählungen riskiert man, dass man von der einen Gruppe zu viel Köpfchen aus der Anfangs- und Hauptphase mit hohem Gipfel zählt und mit einer anderen vergleicht, bei der zufällig gerade die Köpfchen der Schlussphase mit niedrigem Gipfel Berücksichtigung fanden.

Sanvitalia procumbens.

Nach dem über *Laya platyglossa* Ausgeführten können wir jetzt sehr kurz sein, umsomehr, als die Zählungen für *Sanvitalia proc.* 1909 zwischen Anfang September und Anfang Oktober ausgeführt wurden, also in der letzten Blütephase. Äusserlich war es den Gruppen allerdings nicht anzusehen, dass die Periodizität ihrem Ende zustrebte, denn die Pflanzen standen in voller Blüte. Die 6 Zählungen, die während eines Monats bei jeder Gruppe ausgeführt wurden, gestatten uns eine sichere Beantwortung der oben gestellten Fragen nur eben für die zufällig getroffene Phase.

Wie anderen Ortes bereits erwähnt (Seite 144) hat die erste getrennte Aussaat der Rand- und Scheibenfrüchte von *Sanvitalia proc.* bereits 1908 stattgefunden. Die Zählungen bei dieser ersten Generation erstreckten sich zwar über einen längeren Zeitraum, waren jedoch zu klein, um irgend welche Schlüsse zuzulassen. Wir haben es also jetzt mit Generation II (*a* und *b*) und III (A und B) zu tun.

Tabelle 17.

II. Generation 1909. Gruppe *a* (aus Randfrüchten gezogen).

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
7. Sept.	277	12,68	13
22. „	179	12,32	13
23. „	185	11,94	13
1. Okt.	207	12,00	13
8. „	193	11,84	13
12. „	202	12,33	13
	1243		

Tabelle 18.

Gruppe *b* (aus Scheibenfrüchten gezogen).

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
8. Sept.	309	12,02	12
11. „	252	11,33	12
27. „	249	11,61	12
29. „	280	11,60	12
2. Okt.	191	11,62	11—12
6. „	171	10,96	10
	1452		

Fig. 17, Seite 148, zeigt die vollständigen Periodizitätskurven der Gruppen A und B (III Generat.) fürs Jahr 1910 und die unvollständigen der Gruppen *a* und *b* (II Generat.) von 1909.

Wir sehen zuerst, dass die Medianen von *a* und *b* in gleicher Weise von höheren zu niedrigeren Werten streben. Über die früheren Perioden lassen sich dagegen nur Vermutungen anstellen.

Was die Gipfelzahlen betrifft, so treffen wir bei Gruppe *a* ausschliesslich die Zahl 13 an, was völlig mit dem Ergebnis des Jahres 1910 für Gruppe A übereinkommt.

Bei den Gruppen B und *b* tritt dagegen ein kleiner Unterschied hervor. Während bei B der Gipfel bei 13 beinahe stets beibehalten wurde unter Bildung eines niedrigeren Gipfels bei 10, sehen wir *b* in der entsprechenden Periode überhaupt keinen Gipfel bei 13 mehr hervorbringen, dagegen tritt die Zahl 12 als Gipfelzahl sehr konstant auf. Bei B erschien dieser Gipfel nur 1 Mal, am 14. Aug. Die letzte Zählung ergibt bei beiden Gruppen einen Gipfel bei 10. Es treten somit während zwei Generationen in der gleichen Phase die gleichen Gipfelzahlen für die Randblüten der aus Rand- resp. aus Scheibenfrüchten gezogenen Pflanzen auf, nur findet man sie bei letzteren in etwas verschiedenen Kombinationen vor.

Wie bei der vorigen Art liegen auch bei dieser die Kurven *a* und *b* von 1909 höher als A und B von 1910. Der Wert der Medianen war also bei der zweiten Generation durchschnittlich grösser als bei der dritten. Der vermutliche Grund hierfür ist bereits weiter oben (Seite 159) angegeben worden.

Ungefähr gleich geblieben sind die jeweiligen Entfernungen zwischen den Kurven desselben Jahres. Eine Wirkung der Selektion auf die Anzahl der hervorgebrachten Strahlblüten lässt sich, bei dieser Endphase wenigstens, nicht nachweisen. Eine Folgerung darf jedoch nicht gezogen werden, da die ersten Phasen gänzlich unbekannt sind und die Kurven derselben Art fast stets zum Ende der Blütezeit einander nähern.

Dimorphotheca pluvialis.

Diese Art verhielt sich im Jahre 1909 in bezug auf die drei ersten Fragen ganz wie die vorigen Arten, in bezug auf die letzte wich sie gänzlich von den anderen ab.

Die Zählungen sind für diese Art vollständiger und gestatten einen Überblick über die Hauptblüteperiode. Die Anfangsperiode fehlt leider auch hier, so dass nicht entschieden werden kann, wie sich die erste Blütephase mit den endständigen Köpfchen verhielt.

Die aus Randfrüchten hervorgegangene Gruppe möge wieder mit *a*, die aus Scheibenfrüchten gezogene mit *b* bezeichnet werden.

Tabelle 19.

I. Generation 1909. Gruppe *a* (aus Randfrüchten gezogen).

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
25. Aug.	228	16,61	16
26. „	142	16,22	16
27. „	146	16,03	16
28. „	137	16,16	16
3. Sept.	127	16,00	16
5. „	96	15,58	16
30. „	87	13,20	13
	963		

Tabelle 20.

Gruppe *b* (aus Scheibenfrüchten gezogen).

Datum der Zählung.	Total.	Mediane.	Gipfelzahlen.
21. Aug.	175	16,51	16
25. „	172	16,16	16
26. „	66	16,05	16
27. „	176	16,05	16
28. „	126	16,18	16
2. Sept.	151	15,91	16
5. „	110	16,07	16
10. „	165	15,61	16
16. „	184	15,47	16
2. Okt.	117	13,20	13
12. „	138	12,81	13
	1580		

Beginnen wir wiederum mit der Betrachtung des allgemeinen Verlaufs der Periodizität, so bemerken wir an Fig. 20, Seite 153, dass die Kurven *a* und *b*, die einander im ersten Drittel dreimal kreuzen, im grossen und ganzen in ihrem Lauf der Richtung der Kurven A und B folgen. Der schnellen Aufeinanderfolge der Zählungen im August 1909 ist der etwas unregelmässige und eckige Verlauf der Kurven in dieser Zeit zuzuschreiben. Von diesen unbedeutenden Schwankungen abgesehen, findet ein ständiges Fallen der Kurven statt; in den letzten Tagen des Septembers beträgt der Wert der Medianen für beide Gruppen-

paare etwa 13,2. Die späteren Zählungen sind zu klein, um über den weiteren Verlauf etwas Sicheres aussagen zu können.

In Bezug auf die Gipfelzahlen ist zu bemerken, dass A und *a* beide mit einem Gipfel bei 16 anfangen, während A dann aber in eine zweigipflige Phase eintritt und den Gipfel bei 16 stets beibehält, trotz des Erscheinens des niedrigeren Gipfels bei 13, tritt bei *a* in der letzten Phase nur dieser auf. Da zwischen den beiden letzten Zählungen 25 Tage liegen, bleibt es unbestimmt, ob in dieser Zeit vielleicht auch bei Gruppe *a* eine zweigipflige Kurve zu verzeichnen gewesen wäre.

Das Gleiche gilt für die Gruppen B und *b*.

Bei beiden Generationen treten also als Gipfelzahlen nur 16 und 13 auf. Übergangsgipfel wurden nicht konstatiert. Wie bei den zwei vorhergehenden Arten stellen wir auch bei dieser fest, dass alle für die Gruppen *a* und *b* im Jahre 1909 erhaltenen Medianenwerte grösser sind als diejenigen von A und B des Jahres 1910. Das Kurvenpaar von 1909 liegt sogar in seinem Hauptverlauf völlig oberhalb des entsprechenden Paares von 1910.

Wir kommen nun zur letzten Frage, ob die Differenz in der durchschnittlich hervorgebrachten Anzahl Strahlblüten sich während zwei Generationen vergrössert hat. Während die Antwort bei *Laya plat.* und *Sanvitalia proc.* verneinend lautete, überzeugt uns ein Blick auf Fig. 20, dass sie in diesem Falle bejaht werden muss. Wenn die Kurve *b* auch anfangs niedriger einsetzt als *a*, so kreuzt sie diese doch mehrmals und scheint während des Monats September sogar höher zu verlaufen als *a* (bei *a* tritt hier allerdings eine Lücke ein!). Jedenfalls darf behauptet werden, dass nach den vorliegenden Zählungen die aus Rand- und die aus Scheibenfrüchten gezogenen Pflanzen im Jahre 1909 eine ungefähr gleich

grosse Anzahl Strahlblüten in den Köpfchen hervorbrachten. Im Jahre 1910 stellt sich dagegen eine recht bedeutende Differenz in den Werten der Medianen für A und B heraus, wobei diejenigen der ersten Gruppe höher sind als die der zweiten. Es wäre jedoch nicht statthaft, hieraus den Schluss zu ziehen, dass die Eigenschaft, eine grössere oder kleinere Anzahl von Strahlblüten zu produzieren, sich bei den beiden Gruppen im Laufe von zwei Generationen durch Selektion ausgebildet habe, denn die Zählungen von 1909 waren nach einer anderen Methode ausgeführt worden. Wären auch damals sämtliche Köpfchen einer begrenzten Gruppe gepflückt und gezählt worden, so hätte diese Frage eine viel zuverlässigere Beantwortung erfahren können.

Es sei jedoch darauf hingewiesen, obgleich dieser Gegenstand streng genommen nicht hierher gehört, dass auch bei vollkommener Isolierung der beiden Gruppen (A und B), die weiblichen Strahlblüten stets mit dem Pollen der zwittrigen Röhrenblüten befruchtet werden müssen, wodurch die Eigenschaft „röhrenblütig" ständig wieder mit der Eigenschaft „strahlblütig" gemengt wird.

Verhalten der Periodizität bei der gleichen Art unter verschiedenen Lebensbedingungen.

Die folgenden, mit denselben heterokarpen Arten angestellten Versuche machen zwar keinen Anspruch auf Vollständigkeit, da sie aber deutlich auf einige Beziehungen zwischen der Periodizität und dem Einfluss äusserer Faktoren weisen, mögen sie hier nicht vorenthalten werden.

Anfang Mai 1910 wurde ein Teil der für den Versuchsgarten bestimmten Saaten im eigenen Garten ausgesät. Um diesen ersten Versuch zu vereinfachen, wurden nur

von *Dimorphotheca pluv.* beide Gruppen A und B gewählt, von *Laya plat.* und *Sanvitalia proc.* dagegen nur die Gruppe B.

Die Aussaat wurde, gleichzeitig mit derjenigen im Versuchsgarten, auf 1 Quadratmeter grosse Beete vorgenommen. Sie befanden sich im Halbschatten, während sie im Versuchsgarten in voller Sonne standen. Der Boden bestand, wie früher bereits ausgeführt, im eigenen Garten aus sandigem Lehm, in den seit vielen Jahren keinerlei Düngstoffe gekommen waren. Im Hinblick auf den sehr stark gedüngten Boden des Leidener Hortus hatte ich erwartet, im eigenen Garten den Einfluss ungünstiger Ernährungsbedingungen auf die Blütenentwicklung verfolgen zu können, aber die Resultate entsprachen durchaus nicht den Erwartungen.

Bei den Zählungen dieser Gruppen wurde zwar darauf geachtet, dass stets alle an einem bestimmten Tage blühenden Köpfchen gepflückt und auch die endständigen mitgezählt wurden und dass sich die Zählungen über die ganze Blütezeit verteilten. Eine Unterschied mit den Zählungen im Versuchsgarten bestand aber darin, dass letztere sämtliche im Laufe des Sommers aufblühenden Köpfchen umfasste, was im eigenen Garten nicht der Fall war. Ist einmal der Charakter der periodischen Erscheinungen für eine bestimmte Art an einem bestimmten Standort durch lückenlose Zählungen nachgewiesen, so erfordern weitere experimentelle Untersuchungen mit derselben Art nicht mehr unumgänglich lückenlose Zählungen, weil dann ein Vergleich und eine Kontrolle mit der einmal festgestellten Kurve möglich ist. Für weitere Untersuchungen wird es meistens genügen, wenn stets alle gleichzeitig blühenden Köpfchen gepflückt und die Anfangs-, Mittel- und Schlussphasen getroffen werden.

Betrachten wir in der früher bereits eingeschlagenen Reihenfolge zuerst wieder:

Laya platyglossa.

Tabelle 21 orientiert über die Zahlen- und Gipfelverhältnisse dieser aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen Kultur, die mit B^1 bezeichnet werden soll. Vielleicht infolge des weniger sonnigen Standplatzes begann diese Gruppe später zu blühen als die entsprechende (B) im Versuchsgarten. Auffälligerweise fehlt hier auch die erste Phase mit Gipfel bei 8 und tritt sogleich der Gipfel bei 13 auf, was mit den aus Randfrüchten gezogenen Pflanzen (A) des Versuchsgartens völlig übereinstimmt.

Während der grösste Medianenwert bei B 10,96 betrug, steigt er bei B^1 bis zu 12,59, also ein sehr bedeutender Unterschied, der sich am übersichtlichsten an Fig. 21

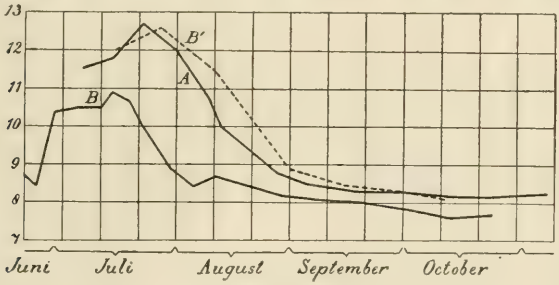


Fig. 21.

feststellen lässt. Hier sind zum Vergleich mit B^1 wiederum die Kurven von A und B im Versuchsgarten abgebildet. Wir sehen, dass B^1 sogar noch höher liegt als A, mit welcher Kurve im übrigen grosse Übereinstimmung herrscht. Auch bei B^1 findet man anfangs eine aufsteigende Phase, die in eine stetig absteigende übergeht, um zum Schluss in ziemlich konstanter Höhe zu bleiben.

Tabelle 21.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.													Total.	Med.	Q	Q Med.
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18				
17. Juli.	Endst.		2	15	23	24	22	34	**79**	3	2	1	—	1	206	12,00	1,48	0,12
29. „	End.- u. Seitst.		2	10	22	32	25	77	**178**	18	8	3			375	12,59	0,84	0,07
12. Aug.	Seitst.			17	40	43	29	54	**76**	2					261	11,53	1,48	0,13
2. Sept.	„		7	**110**	43	35	30	18	27	1					271	8,93	1,81	0,20
16. „	„		8	**110**	43	30	20	14	15						230	8,47	0,97	0,11
12. Okt.	„	4	17	**66**	18	10	7	1	5						128	8,15	0,67	0,08
		4	36	**328**	189	174	133	198	**370**	24	10	4	—	1	1471			

Laya platyglossa, Gruppe B. 1910. Mittlerer Wert der Medianen: 10,28.

Sehr bezeichnend sind auch die für jede Gruppe erhaltenen mittleren Werte sämtlicher Medianen, die hier folgen mögen:

Versuchsgarten	Gruppe B :	9,04
	„ A :	9,77
Eigener Garten	„ B^1:	10,28

Differenz $B^1 - B = 10{,}28 - 9{,}04 = 1{,}24$.

Aus diesem Versuch geht deutlich hervor:

1) dass die äusseren Umstände für die Ausbildung von Strahlblüten in den Köpfchen im eigenen Garten günstiger waren als im Versuchsgarten;

2) dass die aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen Pflanzen B^1 inbezug auf das Verhalten ihrer Strahlblüten mehr Ähnlichkeit zeigten mit Gruppe A als mit B des Versuchsgartens. Günstigere Umstände waren somit imstande gewesen, die unter gleichen Bedingungen sich geltend machenden Unterschiede zwischen A und B zu verwischen;

3) dass der Einfluss der Periodizität sich trotz verschiedener Lebensumstände bei allen Gruppen in gleicher Weise äusserte, indem er zu Anfang der Blütezeit ein Steigen, später ein stetiges Sinken der Strahlblütenzahl veranlasste.

Wir haben es somit mit zwei Faktoren zu tun, welche die Gestaltung der Kurven beeinflussen, nämlich erstens die Ernährungsbedingungen, von denen bei *Laya plat.* die Höhe der Kurven abhängig ist, und zweitens die periodischen Erscheinungen, welche im vorliegenden Fall die Form, Richtung und Steilheit der Kurven angaben.

Sanvitalia procumbens.

Auch von dieser Art wurde ein Teil der für Gruppe B im Versuchsgarten bestimmten Scheibenfrüchte Anfang

Mai im eigenen Garten ausgesät. Diese Gruppe, die wir, wie vorhin, mit B^1 bezeichnen wollen, gehörte also wie B der dritten Generation an. Es wurden nur 4 Zählungen vorgenommen, eine am Anfang, eine am Ende und zwei in der Mitte der Blütezeit. Da eine Zählung von ausschliesslich endständigen Köpfchen nicht mehr stattgefunden hat, bleibt es unentschieden, ob vor der Gipfelbildung bei 13 noch eine niedrigere aufgetreten ist. Im Übrigen verhält sich die Gruppe B^1 in bezug auf die Gipfelverhältnisse ganz wie B und nicht wie A des Versuchsgartens.

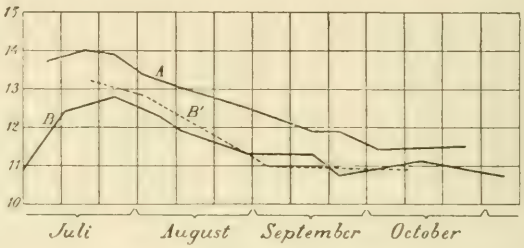


Fig. 22.

Betrachten wir Fig. 22, wo wir wieder die Kurven A und B abgebildet finden zum Vergleich mit B^1, so fällt uns ein Unterschied mit dem Verhalten von *Layia plat.* auf. Kurve B^1 liegt nämlich nur unbedeutend höher als B; die für die Bildung von Strahlblüten günstigeren Verhältnisse im eigenen Garten haben bei dieser Art also nicht in so hohem Grade gewirkt wie bei der vorigen. Ob nun *Sanvitalia proc.* gegen Veränderungen der äusseren Ernährungsbedingungen weniger empfindlich ist oder ob die Eigentümlichkeit, eine kleinere oder grössere Anzahl Strahlblüten hervorzubringen, infolge der drei Mal wiederholten Selektion (getrennte Aussaat der Scheiben- resp. Randfrüchte) bereits einigermassen fixiert worden ist, lässt sich in diesem Fall nicht entscheiden. Hierfür sind andere Versuche erforderlich.

Ein kleiner Einfluss der veränderten Ernährungsbedin-

TABELLE 22.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen.														Total.	Med.	Q	Q/Med.
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
21. Juli.	End- u. Seitst.			2	5	13	34	45	**100**	61	36	24	11	4	2	337	13,19	1,10	0,08
4. Aug.	Seitst.			1	10	13	46	53	**69**	43	29	12	6	1		283	12,77	1,22	0,09
5. Sept.	„	1	3	42	66	**92**	71	71	**75**	31	18	2	1			473	10,96	1,52	0,14
12. Okt.	„			48	56	**78**	59	70	**80**	12	—	1				405	10,85	1,47	0,13
		1	3	93	137	196	210	239	**324**	147	83	40	18	5	2	1498			

Sanvitalia procumbens, Gruppe B¹. 1910. Mittlerer Wert der Medianen: 11,94.

gungen lässt sich übrigens auch bei *Sanvitalia proc.* feststellen. Wir vergleichen hierzu wieder die mittleren Werte der Medianen:

Versuchsgarten	Gruppe A	: 12,74
	„ B	: 11,56
Eigener Garten	„ B^1	: 11,94

Differenz $B^1 - B = 11{,}94 - 11{,}56 = 0{,}38$.

Der grösste Medianenwert für Gruppe B beträgt 12,84, für B^1 13,19.

Was den allgemeinen Verlauf der Kurve B^1 betrifft, so stimmt er wiederum völlig überein mit dem von A und B. Der erste, aufsteigende Teil fehlt, wahrscheinlich wegen des etwas zu späten Beginns der Zählung. Gestalt und Richtung der Kurve entsprechen aber durchaus derjenigen von A und B. In der Schlussperiode finden wir infolge der umfangreichen Zählungen einen sehr konstanten Verlauf.

Mit den Zählungen von:

Dimorphotheca pluvialis

wurde in gleicher Weise verfahren, wie mit denen der vorigen Art, d. h. am Anfang und Ende der Blütezeit fanden je eine, in der Mitte jedoch zwei Zählungen statt.

Die Tabellen 23 und 24 beweisen, dass die Gruppen A^1 und B^1 im eigenen Garten dieselben Gipfelzahlen bildeten wie A und B im Versuchsgarten, nämlich 16 am Anfang und 13 am Ende der Blütezeit. Diese Tatsache verdient einige Beachtung, wenn man berücksichtigt, dass für die Gruppen A^1 und B^1 durchschnittlich viel höhere Medianenwerte festgestellt wurden als für A und B. Es lässt sich dies bereits an Fig. 23, wo beide Kurvenpaare dargestellt sind, erkennen. Vergleichen wir jedoch auch noch die Durchschnittswerte der Medianen.

Tabelle 23.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen. 10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	Total.	Med.	Q	$\frac{Q}{Med.}$
31. Juli.	Endst.				5	10	39	**198**	81	34	13	1	1	382	16,19	0,61	0,04
15. Aug.	End- u. Seitst.				2	9	26	**66**	42	12	4	4		165	16,19	0,71	0,04
3. Sept.	Seitst.		1	2	**38**	23	37	**49**	19	4				173	15,11	1,24	0,08
29. „	„	2	8	9	**43**	11	10	6	1					90	13,10	0,71	0,05
		2	9	11	**88**	53	112	**319**	143	50	17	5	1	810			

Dimorphotheca pluvialis, Gruppe B. 1910. Mittlerer Wert der Medianen: 15,15.

Tabelle 24.

Datum der Zählung.	Stellung der Köpfchen.	Zahl der Strahlblüten im Köpfchen. 7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Total.	Med.	Q	$\frac{Q}{Med.}$
4. Aug.	Endst.					1	—	3	7	41	**141**	95	37	12	6	5	1	349	16,37	0,74	0,04
15. „	End- u. Seitst.							4	9	19	**72**	51	17	9	3	2	1	187	16,35	0,75	0,05
3. Sept.	Seitst.					1	1	14	20	25	**53**	18	6	2				140	15,67	0,94	0,06
29. „	„				11	1	8	**30**	7	8	9	—	1					75	13,08	0,95	0,07
					11	3	9	**51**	43	93	**275**	164	61	23	9	7	2	751			

Dimorphotheca pluvialis, Gruppe A. 1910. Mittlerer Wert der Medianen: 15,37.

Versuchsgarten { Gruppe A: 15,00
„ B: 14,63

Eigener Garten { Gruppe A^1: 15,37
„ B^1: 15,15

Differenz $A^1 - A = 15{,}37 - 15{,}00 = 0{,}37$
„ $B^1 - B = 15{,}15 - 14{,}63 = 0{,}52$.

Dass die Differenz $B^1 - B$ grösser ist als $A^1 - A$ sagt aus, dass die aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen Pflanzen auf eine Veränderung der Ernährungsbedingungen stärker reagierten als die aus Randfrüchten gezogenen.

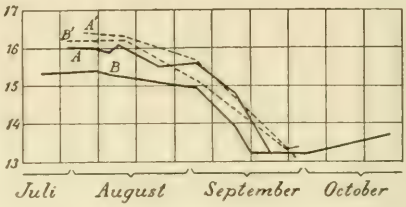


Fig. 23.

Ob sich vielleicht für die Medianen von A ein Grenzwert wird finden lassen, der durch keinerlei Versuche mit künstlicher Ernährung überschritten werden kann?

Wenden wir uns zum Schluss dem allgemeinen Verlauf der Periodizitätskurven zu. Bei *Dimorphotheca pluv.* wurden sämtliche erstaufblühenden Köpfchen mitgezählt; wir sehen denn auch, dass in dieser ersten Periode, wenn auch kein Aufsteigen, so doch auch kein Fallen der Kurven zu konstatieren ist. Im übrigen stimmen Richtung, Form und Steilheit der Kurven A^1 und B^1 wieder völlig mit denen von A und B überein. Der gleichmässigere Verlauf des ersten Kurvenpaares ist der kleineren Anzahl von Zählungen zuzuschreiben, was übrigens auch für die vorhergehenden Arten gilt.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die vorliegende Untersuchung gestattet uns, die eingangs gestellten Fragen kurz folgendermassen zu beantworten:

1) Von den 9 untersuchten Arten liess sich der Einfluss der Periodizität bei 7 Arten sehr deutlich, bei zwei dagegen überhaupt nicht nachweisen.

2) Die periodischen Erscheinungen lassen sich sowohl durch halbe fallende, als durch ganze, erst steigende dann fallende Kurven darstellen.

3) Das Steigen und Fallen der Kurven findet sowohl allmählich als auch ruck- oder sprungweise statt.

4) In Bezug auf die heterokarpen Kompositen gilt, dass die Periodizität bei den aus Rand- bezw. aus Scheibenfrüchten hervorgegangenen Stöcken denselben Charakter trägt; einen wesentlichen, augenscheinlich erblich begründeten Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen bildet jedoch der Abstand ihrer Medianenkurven von einander und von der Abszissenaxe. Vergl. 6.

5) In zwei aufeinander folgenden Jahren trug die Periodizität bei derselben Art unter denselben Umständen denselben Charakter.

6) Bei Stöcken derselben Art, aber unter verschiedenen Ernährungsbedingungen, äusserte sich die Periodizität doch in derselben Weise. Der durch die Ernährung bedingte Unterschied lag in dem Abstand der betreffenden Kurven von der Abszissenaxe, also in der Höhe der Ordinaten (Medianen); Form, Steilheit und Richtung der Kurven blieben jedoch im Wesentlichen unverändert.

7) Die Gipfelbildungen stimmten häufig, aber nicht stets, mit dem Ludwigschen Gipfelgesetz überein. So

entstanden bei *Anthemis cotula* und *Sanvitalia procumbens* auch Hauptgipfel bei 11; auch die Zahlen 9 und 12 traten als Hauptgipfel auf, obwohl sie nur als Dreifaches bezw. Vierfaches von 3 zur Fibonaccireihe in Beziehung stehen.

8) Die Gipfeländerungen fanden sowohl plötzlich, ruckweise, als auch allmählich statt, sodass die Hauptphasen durch Übergangsphasen mit Zwischengipfeln verbunden wurden. Beide Formen der Gipfeländerung fanden sich bisweilen bei derselben Art (*Zinnia tenuiflora*, *Anthemis cotula*, usw.).

9) Die periodische Bewegung, welche die Masse der Abweicher ausführt, ist im allgemeinen langsamer und gleichmässiger als diejenige der Gipfel, sodass es bald den Anschein hat, als folge die Masse der Abweicher dem Gipfel, bald als schreite jene dem Gipfel voraus. Der Hauptgipfel kann somit sowohl einen niedrigeren als auch einen höheren Wert haben als die derselben Zählung oder Phase entsprechende Mediane.

10) Durch Veränderung der Ernährungsbedingungen in günstigem oder ungünstigem Sinne werden sich in einigen Fällen zweifellos höhere bezw. niedrigere Gipfel erzielen lassen.

SCHLUSSBEMERKUNG.

Dass ausser den äusseren und inneren Ernährungsbedingungen auch die Periodizität einen starken Einfluss auf die Ausbildung der Strahlblüten ausübt, ist durch die vorliegende Untersuchung bewiesen worden; denn die Versuche mit *Calendula arvensis*, *Laya platyglossa*, *Sanvitalia procumbens* und *Dimorphotheca pluvialis* zeigten, dass die periodischen Einflüsse sich stets neben den veränderten äusseren Ernährungsbedingungen in charakteristischer Weise geltend machten.

Die wenigstens teilweise Unabhängigkeit der Periodizität von den inneren Ernährungsbedingungen ergab sich wiederum daraus, dass gerade die Endköpfchen, als die bestgenährten, in den meisten Fällen eine kleinere Anzahl Strahlblüten aufwiesen als die weniger gut genährten Seitenköpfchen. Um das Wesen dieser Periodizität zu ergründen, sind andere, umfangreichere Spezialuntersuchungen erforderlich.

Da die Periodizität einen so wichtigen Faktor bildet bei der Ausbildung der Strahlblüten, und sie sich bei jeder Art wieder anders äussert, muss ihr Verlauf erst festgestellt werden, bevor man den Einfluss anderer Faktoren, z. B. extremer Lebensbedingungen, auf die Strahlblütenbildung einer bestimmten Art untersuchen kann. Besonders in Fällen, wo die gleichen Stöcke am gleichen Standort in aufeinander folgenden Jahren verschiedene Gipfel ergeben, wäre zu untersuchen, ob periodische Einflüsse eine Rolle spielen.

Wegen des starken Gipfelwechsels, den die periodische Bewegung hervorruft, sind die Gipfelwerte vorläufig nur

dann als Artmerkmal zu verwenden, wenn sich die Periodizität als einflusslos erwiesen (also bei Arten I. Grades nach Mac Leod). In allen anderen Fällen, wahrscheinlich in der Mehrzahl, wird die statistische Methode der Gipfelbestimmung für die Systematik der Kompositen wertlos bleiben, es sei denn, dass ein mathematischer Ausdruck gefunden werde, der nicht, wie bisher, nur Einzelphasen der gesammten Blüteperiode wiedergibt, sondern das ganze wechselvolle Bild umfasst, das die periodischen Erscheinungen im Blütenleben der Kompositen hervorrufen.

Herrn Prof. Dr. J. M. Janse, der mir die Benutzung des Versuchsgartens bereitwilligst zugestand, sowie Herrn M. C. E. Stakman, Assistent am Rijksherbarium, der während meiner kurzen Abwesenheit so freundlich war, die Zählungen für mich wahrzunehmen, erlaube ich mir zum Schlusse dieser Arbeit meinen herzlichen Dank auszusprechen.

INHALT.

Seite.

1. Einleitung 108

2. Methode der Untersuchung 115

3. Tabellen- und Figurenerklärung 116

4. *a. Melampodium divaricatum* D. C. 117
   b. Cosmos sulphureus Cav. 119
   c. Zinnia Haageana Rgl. 121
   d. Zinnia tenuiflora Jacq. 124
   e. Anthemis cotula L. 127
   f. Calendula arvensis L. 130
   g. Laya platyglossa A. G. 137
   h. Sanvitalia procumbens Lam. 143
   i. Dimorphotheca pluvialis Much. 149

5. Die Periodizität bei der gleichen Art und am gleichen Standort, aber in verschiedenen Jahren 156

6. Verhalten der Periodizität bei der gleichen Art unter verschiedenen Lebensbedingungen 167

7. Zusammenfassung 177

8. Schlussbemerkung 179

Die Entwicklung der Samenknospe bei den Crassulaceen.

von

SARA ROMBACH.

Einleitung.

Veranlassung zum Studium dieses Objekts war eine Untersuchung über die Entwicklung der Samenknospe, des Embryosacks und der Eizelle bei den *Podostemaceen* von Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went.[1])

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. Went meinen herzlichen Dank bringen für die grosse Stütze, die er mir gab, indem er sich immer für meine Arbeit interessierte und mir so oft einen guten Rat gab.

Die wichtigsten Resultate der oben genannten Arbeit sind:

1. Die Entwicklung ist sehr abweichend vom normalen Typus und zwar bei allen untersuchten Arten vollkommen in derselben Weise.

2. Das innere Integument entsteht später als das äussere und umwächst den Scheitel des Nucellus nie.

3. Der Embryosack bleibt sehr klein. Der ganze Antipodalapparat ist so weit rückgebildet, dass der Antipodalkern, bald nach seiner Entstehung wieder zu Grunde

1) F. A. F. C. Went. The Development of the Ovule, Embryosac and Egg in *Podostemaceae*. Rec. des Trav. bot. Néerl. Vol. V, 1908.

geht, eine Eigentümlichkeit welche mehr vorkommt, obwohl soweit wir wissen nicht so regelmässig bei allen Vertretern einer ganzen Familie.

4. Es bildet sich ein sehr reduzierter Nucellus aus, der im Anfang besteht aus einer zentralen Zellreihe, umgeben von einer Schicht peripherischer Zellen, meist fünf im Querschnitt. Bei dem allmählichen Wachstum des Chalazaendes der Samenknospe wird der Nucellus ausgedehnt, ohne dass seine Zellen sich vermehren. Die Zellgrenzen werden verwischt und es entsteht ein grosser Raum unter der Sporenmutterzelle, der sogenannte Pseudoembryosack. Da diese Eigentümlichheiten ihre Erklärung nicht in eine parasitische oder saprophytische Lebensart finden können, war es nicht undenkbar Übergangsformen zu finden in mutmasslich anverwandten Familien.

Es wurde zu diesem Zweck schon durch v. d. Elst[1]) die Familie der *Saxifragaceen* nach der Begrenzung von Engler und Prantl in Betracht gezogen. Resultat seiner Untersuchungen war, dass einzelne Arten übereinstimmende Eigentümlichkeiten in der Samenknospenentwicklung aufweisen, welche aber in keinerlei Zusammenhang stehen zu denjenigen, bei den *Podostemaceen* beobachtet.

Samt den *Saxifragaceen* werden auch die *Crassulaceen* als verwandt mit den *Podostemaceen* angesehen.

Wie aus einem Referat in der Naturwissenschaftlichen Rundschau hervorgeht, soll v. Wettstein[2]) in einem Vortrag über die Entwicklung der Samenanlagen und Befruchtung der *Podostemaceen* gesprochen haben von einer entsprechenden Entwicklung einiger *Crassulaceen*.

Mein Zweck war soviel wie möglich Arten von *Crassulaceen* in dieser Hinsicht genau zu studieren.

---

1) P. v. d. Elst. Bijdrage tot de kennis van de Zaadknopontwikkeling der *Saxifragaceën*. 1909.

2) Naturw. Rundschau. XXI. 1906. No. 46, S. 615.

Historischer Überblick.

Die Litteratur mit Beziehung auf das Objekt ist sehr beschränkt.

Im Jahre 1876 erschien eine Arbeit von L. Koch[1]) über die Entwicklung der *Crassulaceen.*

Es handelt sich hier nicht nur um die Reproduktionsorgane, sondern auch um die Entwicklung der vegetativen Teile. Eine Ergänzung dieser Arbeit finden wir in einer späteren Publikation vor. Die wichtigsten Resultate, was die Entwicklung der Samenknospe anbelangt, will ich hier kurz behandeln. Das Versuchsobjekt war *Sedum Aizoon.*

Namentlich sehr ausführlich wird zunächst die erste Entstehung der Samenknospe an einem bestimmten Punkte der Plazenta beschrieben; wie zuerst supepidermale Zellen Veranlassung geben zu einer Erhebung, wie dann schon sehr früh eine Zelle grösser erscheint als die anderen, wie diese sich in acht Tochterzellen teilt, und eine von diesen sich besonders ausbildet; wie diese dann subepidermal zu liegen kommt und dann schliesslich zum Embryosack wird.

Auch beschreibt er wie eine einseitige Verstärkung des Füllgewebes schon sehr früh die Drehung des Ovulums von der atropen zur anatropen Form einleitet, wie dann die beiden Integumente aus der Epidermis hervorgehen, das Innerste zuerst.

Wie sich der Embryosack entwickelt, wird nicht beschrieben, er ist zuletzt lang und schlauchförmig; nach

---

1) L. Koch. Untersuchungen über die Entwicklung der *Crassulaceen.* Verh. der Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg. 1. Bd. 4. Heft. 1876.

L. Koch. Untersuchungen über die Entwicklung der *Crassulaceen.* Heidelberg. 1879.

der Befruchtung entwickelt sich normal ein Embryo. Der heranwachsende Embryo verdrängt das Endosperm, auch der Embryosack vergrössert sich und verdrängt das Gewebe des Knospenkerns, sowie einen Theil des inneren Integuments.

In einer morphologischen Arbeit über vielerlei Fettpflanzen beschreibt d'Hubert[1]) auch einige Gattungen von *Crassulaceen*, nämlich Arten von *Sedum*, *Crassula*, *Echeveria* und *Sempervivum*.

Es stellte sich heraus, dass die Entwicklung sehr einförmig ist. Alle haben sie eine anatrope Samenknospe mit zwei Integumenten und einer Embryosackmutterzelle, aus welcher direkt der normale achtkernige Embryosack hervorgeht.

Eine Eigentümlichkeit, welche bei *Sedum* auftritt, ist die Entwicklung des Nucellus. Die Epidermis am Scheitel des Nucellus ist dickwandig und braun gefärbt, sie liefert so eine gute Beschützung für den Embryosack. Weiter nach unten besteht die Epidermis aus grossen dünnwandigen Zellen mit dicker Aussenwand; diese degenerieren frühzeitig, nur die Aussenwand der Zellen bleibt bestehen und bildet gegen das innere Integument ein stark lichtbrechendes Häutchen.

Unter der Embryosackmutterzelle besteht der Nucellus aus einem axilen Strang lang gedehnter Zellen mit oft auch gedehnten Kernen, die sich bis an die Chalaza ausstreckt; zwischen diesen und der Epidermis sind noch einige lateralen Zellen vorhanden, die aber sehr dünnwandig sind und bald aufgelöst werden.

So bleibt dann unter der Embryosackmutterzelle der axile Strang übrig und weil das stark lichtbrechende Häutchen

---

1) E. d'Hubert. Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. des Sc. Nat. 8e série. Bot. Tome II. 1896.

die Zufuhr aus den Integumenten verhindert, ist der axile Strang der einzige Weg für die Ernährung des Embryosacks die s. g. „zône conductrice".

Die anderen Gattungen weisen eine ähnliche Reduktion des Nucellus auf, nur ist sie bei *Crassula* bedingt durch die geringe Grösse und bei *Echeveria* und *Sempervivum* durch die Enge der Samenknospe. Der axile Strang ist bei allen da.

Ich möchte aber diesen historischen Überblick nicht beenden, ohne darauf hinzuweisen das d'Hubert's Publikation einen Beitrag zur Lösung einer principiellen Frage liefern kann, nämlich die Frage nach der Bedeutung der Samenknospen- und Embryosackentwicklung für die Systematik des Pflanzenreichs.

Van der Elst[1]) verteidigt das gute Recht der Systematiker die in dem Reproduktionsorgan eine Bildung sehen, welche durch die tiefe Lage in dem Gewebe der Mutterpflanze ganz abgeschlossen ist vom wechselnden Einfluss der äusseren Umstände und welche dadurch im Stande ist die typischen Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanze hervortreten zu lassen. Diese verbreitete Meinung entbehrte aber jeder experimentellen Grundlage, abgesehen davon, dass es a priori sehr unwahrscheinlich ist, dass das Innere der Pflanze unempfindlich sein würde gegen die eingreifenden Änderungen welche an ihrer Oberfläche stattfinden. d'Hubert hat nun eine wiederlegende Beobachtung gegeben. Es gelang ihm zu zeigen, dass die ganze Gruppe der Succulenten, bestehend aus Vertretern sehr verschiedener Familien, wie z. B. *Liliaceen*, *Amaryllideen*, *Cacteen*, *Asclepiadaceen* usw. nicht nur übereinstimmt im äusseren Habitus, sondern selbst bis in dem Innern des Embryosacks.

In allen von ihm untersuchten Succulenten wurde

1) l. c. S. 33.

Stärke im Embryosack aufgefunden, während sie fehlte in nicht-succulenten Vertretern dieser Familien.

So sehen wir dass die Umstände, welche die Pflanzen äusserlich beeinflussen, ihre Wirkung bis ins Innerste der Samenknospe ausbreiten, dass die Samenknospe schliesslich eben so gut wie alle andren Teile der Pflanzen dem umgestaltendem Einfluss der äusseren Umstände ausgesetzt ist.

Material und Methode.

Das Material von *Sedum calabricum* Tenore, *Cotyledon gibbiflora* Moç Iesse, *Sempervivum annuum* C.Cm, *Crassula cordata* Ait. Hort. Kew., *Rochea coccinea* DC., *Kalanchoe glandulosa* Hochst., *Bryophyllum crenatum* Baker wurde gesammelt in den Gewächshäusern und im Botanischen Garten zu Utrecht. Herrn Dr. Docters van Leeuwen aus Semarang verdanke ich dass ich imstande war sehr gut fixiertes Material von *Bryophyllum calycinum* zu bearbeiten.

Morgens wurde fixiert. Zum fixieren wurde verwendet:

„Juel", bestehend aus 100 ccm. Alkohol von 50 %, 2 gr. $HgCl_2$, 2 cc. Eisessig.

„Schwache Flemmingsche Lösung", bestehend aus 8 vol. 2 % Osmiumsaüre, 60 vol. 10 % Chromsaüre, 4 vol. Eisessig, 72 vol. Wasser.

Von den Färbungen die ausprobiert wurden, bewährte sich Heidenhain's Haematoxylin am besten. [1])

Es wurde immer auf die Länge der Objekte geachtet, um im voraus ungefähr bestimmen zu können, in welchem Stadium sich die Samenknospen befanden.

Meistens wurde ein ganzes Carpell in Paraffin eingebettet da die jungen Samenknospen sehr klein sind.

1) Chamberlain. Methods in Plant-Histology, S. 33.

Die Schnitte, angefertigt mit einem Mikrotom von de Groot aus Utrecht, wurden in der Dicke von 5 oder 9μ. genommen. Durch die geringe Grösse der Kerne konnten die Chromosomen nicht mit Bestimmtheit gezählt werden.

Von *Sedum calabricum* konnte ich die wichtigsten Stadien fixieren bis zum reifen Samen; sehr viele Samenknospen waren steril. Die Stellung der Samenknospen in den Karpellen ist nicht immer dieselbe; sie stellen sich ungefähr in den Krümmungsradius der Fruchtknotenwand. Es war dadurch aber nicht leicht die Samenknospen gerade der Länge nach zu schneiden, besonders auch weil sie auch selbst oft noch etwas gedreht sind, was auch eine grosse Schwierigkeit ist bei der Bearbeitung von einzeln heraus preparierten Samenknospen.

Bryophyllum crenatum ist in dieser Hinsicht bequemer, die Samenknospen sind nicht so lang, liegen regelmässiger und sind nicht gedreht. Auch hier hatte ich die wichtigsten Stadien bis zum reifen Samen.

Auch *Sempervivum annuum* lieferte reichlich reife Samen wodurch auch hier die wichtigsten Stadien fixiert wurden. Es finden sich hier sehr viele Samen in einem Karpell vor und obwohl sie gar nicht regelmässig liegen, konnte man, wahrscheinlich weil soviele vorhanden waren, sehr oft gute Längsschnitte finden.

Cotyledon gibbiflora, *Crassula cordata* und *Rochea coccinea* lieferten keine reifen Samen, bei *Rochea* degenerierten viele der Samenknospen schon sehr früh nach dem Entstehen der Embryosackmutterzelle.

Von *Kalanchoe glandulosa* die, was die Richtung und Grösse der Samenknospen betrifft, am meisten *Sedum* gleicht, konnte ich auch eine ganze Serie darstellen.

Die Cytologische Entwicklung.

Als Typus für die sehr einförmige Entwicklung der *Crassulaceen* will ich *Bryophyllum crenatum* beschreiben.

Die erste Anlage der Samenknospe bildet ein kleiner Hügel in welchem der Nucellus sich gleichzeitig mit dem Entstehen der Integumente entwickelt.

Eine subepidermale Zelle teilt sich und liefert eine Wandzelle (Tapetumzelle) und eine Archesporzelle. Es bilden sich zwei Integumente nacheinander aus, das Innere wird zuerst angelegt. In diesem Stadium fängt auch die Umbiegung der Samenknospe an, diese Umbiegung geht weiter (Fig. 1) und wenn die Archesporzelle sich differenziert, ist die Samenknospe anatrop. Das äussere Integument wächst schneller als das Innere, beide umwachsen sie den Scheitel des Nucellus und lassen nur ein schmales endo- und exostomium zwischen sich frei. Sie sind beide zweischichtig, nur oben finden sich auch wohl drei Zellschichten vor. Die äussere Schicht des äusseren Integumentes ist grosszellig und hat stark verdickte Zellwände; sie sind braun gefärbt.

Fig. 1. *Bryophyllum crenatum.*

Junge Samenknospe; *a* Archesporzelle; *t* Tapetumzelle; *ii* Inneres; *ai* Äusseres Integument; 176 ×.

Die gebildete Archesporzelle vergrössert sich und geht ohne weitere Teilung in die Embryosackmutterzelle über. Diese wurde sehr oft im sogenannten Synapsisstadium angetroffen. Sodann werden schnell nacheinander zwei Teilungen ausgeführt; das Resultat ist eine Tetrade, wie in Fig. 2 abgebildet. Längsschnitte aus Samenknospen von einem Carpell lieferten alle Übergänge vom Synapsis-

stadium bis an die Tetrade. Diese Tetradenbildung hat Koch wahrscheinlich übersehen.

Etwas später degenerieren die drei oberen Sporen, die untere chalazale wird zum Embryosack und vergrössert sich.

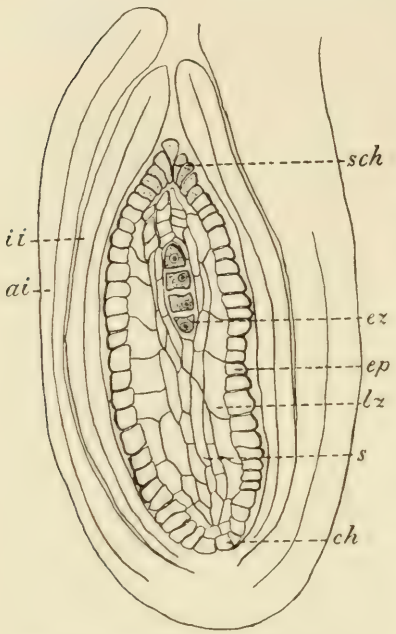


Fig. 2. *Bryophyllum crenatum.*

Samenknospe mit Tetrade; *ai* Äusseres Integument; *ii* Inneres Integument; *sch* Scheitel des Nucellus; *ch* Chalaza; *ez* Embryosackzelle; *ep* Epidermis des Nucellus; *lz* Laterale Zellen des Nucellus; *s* Strang gedehnter Zellen des Nucellus; 176 ×.

Der Nucellus hat sich indessen entwickelt. Ein bild davon gibt Fig. 2. Der Scheitel des Nucellus d. h. die Epidermis derselben besteht aus grossen dickwandigen Zellen die braun gefärbt sind, sie bildet eine schützende Kappe um den Embryosack. Mehr nach unten werden die Zellen der Epidermis gross, dünnwandig, allein ist ihre Aussenwand dick und bleibend, auch wenn die Zellen später degenerieren. Diese Aussenwand wird später zu einem stark lichtbrechenden Häutchen, wodurch die Begrenzung des Nucellus immer sehr leicht sichtbar ist.

Von der Embryosackzelle bis an die Chalaza läuft ein Strang von in die Länge gedehnten Zellen mit oft gedehnten Kernen; sie sind leicht zu unterscheiden von den grossen dünnwandigen lateralen Zellen, die zwischen

Epidermis und Strang vorkommen. Die Wandung der lateralen Zellen erscheint oft zerrissen, auch degenerieren sie zuweilen früh, wodurch man den Eindruck einer Höhlung in dem Nucellus bekommt.

Die Entwicklung des Embryosacks ist normal. Der Embryosackkern teilt sich, die beiden entstandenen Kerne kommen polar zu liegen. Diese teilen sich wieder, der Embryosack wird allmählich länger, ein Bild davon giebt Fig. 3. Nach einer dritter Teilung entsteht dann ein achtkerniger Embryosack. Von diesen stellen zwei Kerne Synergiden vor, einer den Eikern, zwei die Polkerne und drei die Antipoden.

Ein ausgebildeter Embryosack ist gezeichnet in Fig. 4. Wie ersichtlich ist der Embryosack birnförmig und reicht nicht ganz bis zur Mitte der Samenknospe. Die beiden Polkerne waren oft neben dem Ei sichtbar. Die Verschmelzung der Kerne konnte ich nicht wahrnehmen, wohl aber lagen sie im reifen Embryosack sehr dicht nebeneinander.

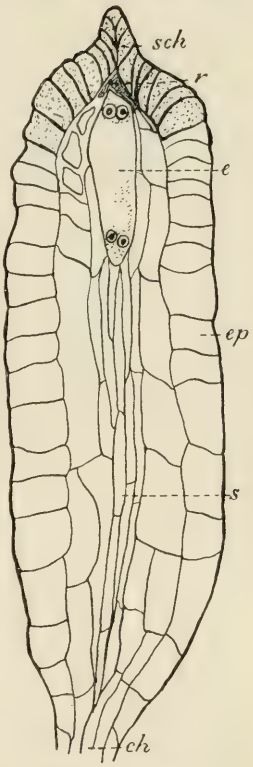


Fig. 3. *Bryophyllum crenatum.*

Nucellus mit 4-kernigem Embryosack; *sch* Scheitel des Embryosackes; *r* Obliterierte Sporen; *e* Embryosack; *ep* Epidermis des Nucellus; *s* Strang gedehnter Zellen; *ch* Chalaza; 176 ×.

Etwas später wurde in sehr vielen Fällen ein Pollenschlauch konstatiert, der auffiel durch die dunkle Färbung. Er gelangt hinein durch das Exo- und Endostomium und breitet sich oft gegen die Micropyle aus, siehe Fig. 5. Zuweilen verzweigt er sich bevor er sich durch die

Micropyle und zwischen den Synergiden hindrängt und sich gegen den Eikern legt.

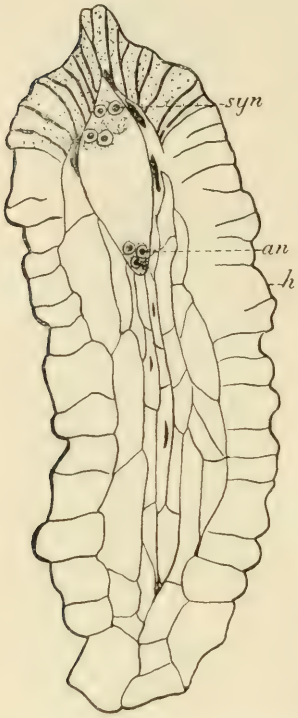


Fig. 4. *Bryophyllum crenatum.*

Nucellus mit 8-kernigem Embryosack; einer der Antipodenkerne befand sich in einem benachbarten Schnitte; *syn* Synergiden; *an* Antipoden; *h* Bleibendes Häutchen der Nucellusepidermis; 176 ×.

Die Befruchtung habe ich nicht weiter verfolgen können. In einem folgenden Stadium sind nur noch Reste von Synergiden, Reste vom Pollenschlauch und zwei grossen Kerne im oberen Teil des Embryosacks übrig, wie abgebildet in Fig. 5.

Im unteren Teil des Embryosacks ist noch die Gruppe der Antipoden vorhanden, die Umrisse der Zelle sind aber undeutlich geworden. Während nun der sekundäre Embryosackkern sich zum zweiten oder dritten Male teilt, teilt sich auch der Eikern zum ersten Male. Die weiteren Teilungen des Eikerns geschehen langsamer als die des Endosperms, siehe Fig. 6. Nach einiger Zeit sehen wir ein noch kleiner Embryo in einer grossen Masse von Endosperm. Der untere Teil des Embryosacks mit den Antipoden wächst beim Anfang der Endospermbildung durch den Strang des Nucellus und legt sich endlich an die Chalaza an. Die Zellen des Nucellusstranges werden zusammengedrückt und sind später in einer erwachsenen Samenknospe noch in diesen Zustand zurück-

zufinden. Die lateralen Zellen und die Zellen der Epidermis werden schon früher aufgelöst. Im Gegensatz zu Kochs Angaben konnte mit Hülfe vom persistierenden Häutchen leicht festgestellt werden, dass nicht noch ein Teil des inneren Integuments vom Embryosack beim Auswachsen verdrängt wird.

Das Chalazagewebe wird sklerenchymatisch. Der Embryo entwickelt sich langsam normal, das Endosperm wird dabei ganz verbraucht.

Die Integumente werden zur Samenhaut. Die innere Schicht des inneren Integumentes ist grosszellig, auch die innere Schicht des äusseren Integumentes, namentlich in der Umgebung der Micropyle; die Schicht dazwischen ist schon frühzeitig zusammengedrückt. Ein reifer Samen besitzt noch alle Schichten, nur sind sie zusammengedrückt gegen die Äussere welche stark verkorkt ist. Der Scheitel des Nucellus persistiert, auch das Häutchen d. h. der Rest der weiter nach unten gelegenen Epidermis des Nucellus.

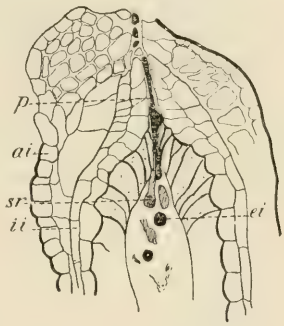


Fig. 5. *Bryophyllum crenatum.*

Oberteil einer Samenknospe mit sekundärem Embryosackkern; *p* Pollenschlauch; *ai* Äusseres Integument; *ii* Inneres Integument; *ei* Befruchteter Eikern; *sr* Synergidenreste; 110 ×.

In der Hauptsache stimmen die anderen von mir untersuchten Objekte mit dem beschriebenen überein.

Bryophyllum calycinum.

Es stellte sich heraus, dass die Entwicklung ganz übereinstimmt mit der von *Bryophyllum crenatum.*

Sedum calabricum.

Im grossen ganzen ähnelt auch die Entwicklung dieses Objekts der von *Bryophyllum.* Nur ist die ganze Samen-

Fig. 6. *Bryophyllum crenatum.*

Oberteil des Nucellus, weitere Endospermteilungen, Epidermis und laterale Zellen des Nucellus aufgelöst; *ii* Inneres Integument; *sch* Scheitel des Nucellus; *p* Pollenschlauch; *en* Endospermkerne; *h* Bleibendes Häutchen der Nucellusepidermis; *ar* Antipodenrest; *s* Strang gedehnter Zellen des Nucellus; *ch* Chalaza; 110 ×.

knospe sehr lang und schmal und der Embryosack ziemlich lang. Oft waren die lateralen Zellen und die Epidermiszellen des Nucellus schon früh degeneriert, wodurch dann der lange schmale Strang deutlich hervortrat und ringsum sich eine Höhlung zeigte.

Die Figuren 7 und 8 geben ein Bild von der Länge der Samenknospe, die erstere ist am Anfang der Endospermbildung fixiert. Die Antipoden sind hier in der mitte der Samenknospe noch sichtbar. Die Fig. 8 giebt ein weiteres Stadium wo der Antipodenrest zur Chalaza durchgedrungen ist und der Embryo schon eine bedeutende Grösse hat.

Sempervivum annuum.

Die Entwicklung stimmt mit der von *Bryophyllum* überein.

Kalanchoe glandulosa.

Die Samenknospe hat die lange schmale Form von *Sedum* und giebt auch dieselben Bilder.

Rochea coccinea.

Von diesem Objekt konnte nur konstatiert werden dass die beiden Integumente normal angelegt werden, wie auch die Embryosackmutterzelle. Etwas später aber degeneriert meistens der Nucellus und bald darauf schrumpfen auch die Integumente. Befruchtung wurde nicht wahrgenommen.

Crassula cordata.

Die Samenknospe ist sehr klein, die Entwicklung schliesst sich der von *Bryophyl-*

lum an. Nur ist der Nucellus sehr stark reduziert, die Epidermis des Nucellus sehr grosszellig.

Cotyledon gibbiflora.

Es zeigte sich hier eine kleine Eigentümlichkeit in der Anlage der Integumente; zwar wurde das innere zuerst angelegt, das äussere aber erst viel später; dieses wächst auch im Anfang der Richtung des Scheitels der Samenknospe entgegen und erst mit der Umbiegung der ganzen Samenknospe zum anatropen Zustand fängt es an in die Richtung des Scheitels zu wachsen. Indessen hat noch in dem atropen Zustand das innere Integument den Gipfel des Nucellus ganz umschlossen wie es Fig. 9 zeigt.

Fig. 10 gibt den anatropen Zustand wie oben beschrieben. Bis zu der Bildung der Embryosackzelle konnte ich die Entwicklung weiter verfolgen. Sie ist normal. Weitere Stadien hatte ich leider nicht zur Verfügung; d'Hubert aber untersuchte dieselbe Pflanze unter dem Namen von *Echeveria gibbiflora* und fand einen normalen achtkernigen Embryosack, in welchem die Antipoden noch beliebig lange sichtbar blieben.

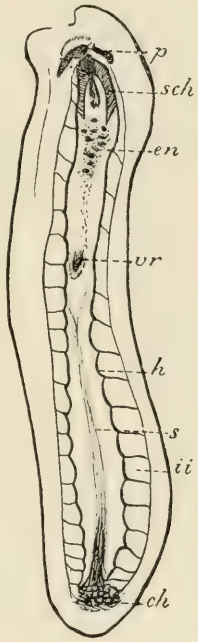


Fig. 7. *Sedum calabricum.*

Samenknospe mit anfangender Endospermbildung, Epidermis und laterale Zellen des Nucellus aufgelöst; *p* Pollenschlauch; *sch* Scheitel des Nucellus; *en* Endospermkerne; *vr* Antipodenrest; *h* Bleibendes Häutchen der Nucellusepidermis; *s* Strang gedehnter Zellen des Nucellus; *ii* Inneres Integument; *ch* Chalaza; 44 ×.

Diskussion der Resultate.

Es stellte sich heraus, dass die Entwicklung der Samenknospe bei den *Crassulaceen* gar nicht übereinstimmt mit jener bei den *Podostemaceen*, dass

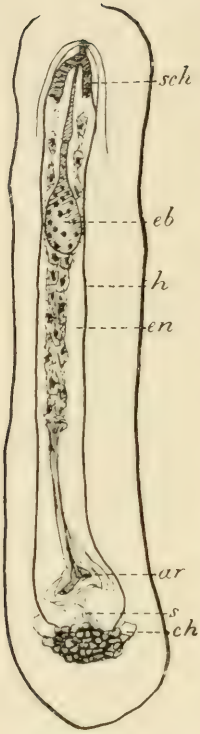


Fig. 8. *Sedum calabricum.*

Unreifer Samen; *sch* Scheitel des Nucellus; *eb* Embryo; *h* Bleibendes Häutchen des Nucellus; *en* Endosperm; *ar* Antipodenreste; *s* Strang gedehnter Zellen des Nucellus, durch den Embryosack verdrängt; *ch* Chalaza; 44 ×.

die Entwicklung durch die ganze Familie, soweit untersucht, sehr einförmig ist, dass sie auch vom allgemeinen Schema wenig abweicht, abgesehen von dem eigentümlichen, reduzierten Nucellus.

Aber eine ausgedehntere Vergleichung der von mir bei den *Crassulaceen* erhaltenen Resultate mit den Verhältnissen in anderen Familien, lässt doch unzweifelhaft einige Übereinstimmungen sehen, die aus demselben Gesichtspunkte betrachtet werden können.

Erstens war interessant der so lockere Bau des Nucellusgewebes unter dem Embryosack, wodurch man sehr oft den Eindruck einer Höhlung in dem Nucellus bekam. Anfangs meinte ich auch eine Art von Pseudoembryosack gefunden zu haben und es war eine kritische Untersuchung, die mir zur Interpretation eines leicht degenerierenden Gewebes brachte. Dennoch war dieses Resultat von Einfluss auf die Beurteilung des Zusammenhanges mit dem Pseudoembryosack der *Podostemaceen.* Dass ich nach Zusammenhang suchte, stützt sich hauptsächlich auf die Tatsache, dass die *Crassulaceen* doch schon, aus ganz andrem Grunde, mit den *Podostemaceen* in derselben Ordnung vereinigt werden. Mit diesen auch die *Rosaceen,* welche meistens eine lange schmale Samenknospe besitzen

und einen Embryosack welcher sich durch den ganzen Nucellus erstreckt bis an die Chalaza. [1])

Betrachten wir den stark reduzierten Embryosack der *Podostemaceen* im Zusammenhang mit einer gewissen Umgestaltung durch die besondere Lebensart (in Stromschnellen und Wasserfällen), so können wir uns vorstellen dass der Pseudoembryosack auch einmal ganz angefüllt war vom Embryosack bis an die Chalaza, wie wir es bei dem normalen *Rosaceen*typus antreffen. Eine dergleiche Auswachsung des Embryosackes in das Nucellusgewebe ist tatsächlich ein zweigliedriger Prozess und wir müssen unterscheiden zwischen der starken Auswachsung in der Länge des Embryosackes selbst und daneben der Bildung der Höhlung, das sich einfressen in das Nucellusgewebe. Ist ursprünglich der zweite Prozess eine Folge des ersteren, so sehen wir doch auf anderem Gebiete der Physiologie, wie im Laufe der Zeit beide Prozesse unabhängig voneinander werden können; so könnte man hier die Bildung der Höhlung auffassen als ein aufsichselbststehender Prozess um für den Embryosack eine günstige Lage zu bereiten. Wir haben dan nebeneinander den Aus-

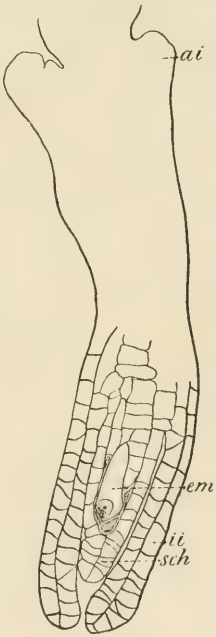


Fig. 9. *Cotyledon gibbiflora.*

Junge, noch atrope Samenknospe; *ai* Äusseres Integument; *ii* Inneres Integument; *em* Embryosackmutterzelle; *sch* Scheitel des Nucellus; 110 ×.

1) Péchontre. Contribution à l'Étude du Développement de l'Ovule et de la Graine des *Rosacées.* Ann. des Sc. nat. 8e série. Bot. XVI. 1902. S. 1158.

wachsungsprozess des Embryosackes und den Höhlungbildenden Prozes des Nucellus. Durch besondere Umstände, vielleicht die direkte Folge der eigentümlichen Lebensart, ist bei den *Podostemaceen* der Auswachsungsprozess des Embryosackes (eines Embryosackes vom *Rosaceen*typus) reduziert, der Embryosack hat sich stark verkürzt und ist noch weiter reduziert. De höhlungbildende Prozess ist aber geblieben, dieser führte zu der Bildung des Pseudoembryosackes.

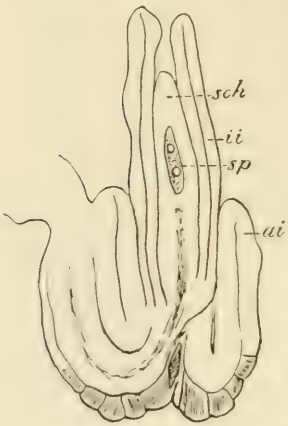


Fig. 10. *Cotyledon gibbiflora.*

Samenknospe; *ai* Äusseres Integument; *ii* Inneres Integument; *sch* Scheitel des Nucellus; *sp* Embryosackmutterzelle nach der ersten Teilung; 88 ×.

Sehen wir wie bei *Sedum* ein ziemlich langer Embryosack zusammengeht mit einem sehr lockeren Nucellusgewebe, so können wir darin einen Wendepunkt sehen, eine Rückkehr von dem wieder zur Landform gewordenen *Podostemaceen*typus. So haben wir uns diese Verwandschaft vorzustellen als eine durch besondere Ursachen umgebildete *Rosaceen*gruppe, welche aber nach ihrer Rückkehr in den ursprünglichen Zustand sich wieder dem *Rosaceen*typus nähert.

Die umgebildete Gruppe bilden die *Podostemaceen* und den Übergang von den *Podostemaceen* wieder zu den *Rosaceen* bilden die *Crassulaceen*, die neben Formen mit kurzem Embryosack und sehr lockerem Nucellusgewebe (*Bryophyllum*), einigermassen wie bei den *Podostemaceen*, auch in anderen eine Neigung zur Ausdehnung des Embryosackes zeigen, wie bei *Sedum*.

Wie aus einer Arbeit von Osterwalder[1]) hervorgeht, schliesst sich die Entwicklung der Samenknospe von *Pirus communis* und *Pirus malus* ziemlich genau derjenigen von *Sedum* an.

Dies leitet zu einer Hypothese der zirkulären Verwandtschaft...

Ich bin mir sehr wohl bewusst, dass ich mich hier auf sehr hypothetischem Gebiete bewege, und dass vielleicht eine andere Erklärung der Tatsachen gegeben werden könnte, nur glaube ich dass die vorgelegten Tatsachen meine Hypothese kräftig stützen.

Zusammenfassung.

1. Ich untersuchte die Samenknospen- und Embryosackentwicklung der folgenden Pflanzen:
   Sedum calabricum, Cotyledon gibbiflora, Sempervivum annuum, Crassula cordata, Rochea coccinea, Kalanchoe glandulosa, Bryophyllum crenatum, Bryophyllum calycinum; speziell mit Bezug auf die Verwantschaft zu den *Podostemaceen.*
2. Die Entwicklung der Samenknospe der *Crassulaceen* weist, so weit untersucht, eine grosse Einförmigkeit auf und weicht vom allgemeinen Schema wenig ab, abgesehen von dem eigentümlichen, reduzierten Nucellus. Diese Reduktion ist bedingt durch den sehr lockeren Bau der Elemente des Nucellus mit, welchem ein oft frühzeitiges Degenerieren des Gewebes zusammengeht.
3. Aus dieser Untersuchung konnte nicht geschlossen werden auf eine direkte Übereinstimmung zwischen *Crassulaceen* und *Podostemaceen.*

---

1) Osterwalder. Landwirtschaftliche Jahrb. XXXIX. Bd. 1910. H. 6.

4. Einige Beobachtungen, speziell mit Bezug auf Embryosack und Nucellus gaben mir aber Veranlassung zu einer theoretischen Betrachtung über einen möglichen Zusammenhang zwischen *Rosaceen*, *Podostemaceen* und *Crassulaceen*.

UTRECHT, April 1911.

SOMMAIRE.

Articles:

F. Weehuizen. Über indoloide Düfte 97

M. Nieuwenhuis — von Uexküll-Güldenband. Die Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten bei den *Kompositen*. Mit 23 Figuren im Text 108

Sara Rombach. Die Entwicklung der Samenknospe bei den *Crassulaceen*. Mit 10 Figuren im Text. 182

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume VIII. Livraison 3—4.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

RECUEIL

des

Travaux Botaniques Néerlandais.

Recueil

des

Travaux Botaniques Néerlandais,

publié par la

Société Botanique Néerlandaise,

sous la rédaction de M.M.

M. W. Beyerinck, J. W. Moll, Ed. Verschaffelt, Hugo de Vries, Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume VIII. Livraison 3—4.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Nimègue. — F. E. MACDONALD. — 1911.

SOMMAIRE.

Articles:

TINE TAMMES. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit Tafel III bis V 201

TH. WEEVERS. Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze 289

H. H. JANSSONIUS und J. W. MOLL. Der anatomische Bau des Holzes der Pfropfhybride *Cytisus Adami* und ihrer Komponente. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit 6 Figuren im Text 333

TINE TAMMES. Notiz über das Vorkommen von Dipsacan bei den *Dipsaceae*. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen 369

J. KUYPER. Eine *Hevea*blattkrankheit in Surinam. Mit Tafel VI und VII 371

R. DE BOER. Index alphabétique 381

Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

(Mit Tafel III bis V).

Einleitung.

Beim Studium der Arbeiten über Bastardierung der letzten Jahre fällt es auf, dass die Erscheinungen, welche bei der Kreuzung von Pflanzen mit quantitativ voneinander abweichenden Merkmalen auftreten, selten und wenig eingehend untersucht worden sind. Es gibt zwar mehrere Angaben über Kreuzung zwischen Pflanzen verschiedener Stengellänge oder mit verschiedener Grösse anderer Organe, aber von einer gründlichen Analyse des Verhaltens derartiger Merkmale in aufeinanderfolgenden Generationen ist keine Rede. Dies lässt sich wohl erklären, denn zu den oft sehr verwickelten Erscheinungen der Bastardierung fügt sich dann noch die von äusseren Faktoren bedingte, fluktuierende Variabilität der Merkmale hinzu und erschwert die Untersuchung bedeutend. Während man bei Kreuzungen, bei welchen es sich um das Vorhandensein oder Fehlen eines Merkmals, also um eine sichtbare Alternative handelt, bei der Nachkommenschaft nur zu konstatieren hat, ob das betreffende Merkmal vorhanden ist oder nicht, liegt

JAN 24 1912

die Sache bei Kreuzungen, wo der Unterschied in der verschiedenen Quantität des nämlichen Merkmals besteht, ganz anders. Wenn die Variation eines Merkmals bei den Eltern transgressiv ist, ein Organ also bei beiden dieselbe Dimension usw. haben kann, ist von den Nachkommen ohne weiteres nicht zu sagen, ob sie dem einen oder dem anderen Elterntypus oder keinem der beiden angehören. Um dies zu entscheiden und die Erscheinungen, welche in solchen Fällen bei der Kreuzung auftreten, zu erklären, ist es notwendig das ganze Variationsgebiet des Merkmals bei beiden Eltern und auch bei den Nachkommen zu kennen. Hierdurch wird die schon so umfangreiche Arbeit der Bastardierungsuntersuchung noch viel schwieriger. Dies ist sehr wahrscheinlich die Ursache, dass die statistische Untersuchung der Bastarde bis jetzt fehlt und von dem Verhalten der Merkmale, welche nur quantitativ voneinander abweichen, relativ so wenig bekannt ist.

Von mehreren Autoren wird aber auf die Wichtigkeit und Notwendigkeit solcher Untersuchungen hingewiesen und Johannsen,[1] diesen Gegenstand berührend, sagt: „Es wird aber nötig sein, derartige nur „quantitativ" zu bestimmende, stark fluktuierende Eigenschaften bei den Kreuzungsstudien mehr zu berücksichtigen als es bisher geschehen ist."

Den ersten Schritt in dieser Richtung hat Nilsson—Ehle getan. In der letzten Zeit hat er[2] Kreuzungsversuche angestellt mit Formen, welche erbliche Grössendifferenzen bestimmter Organe aufweisen. Er studierte das Auftreten konstanter,

---

1) W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 1909, S. 368.

2) H. Nilsson—Ehle, Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei *Hafer* und *Weizen*. Botan. Notiser, 1908, S. 257—294.

erblicher Formen bei Bastardierung von *Hafer*typen mit verschiedener Halmhöhe oder mit verschiedener Länge der Hüllspelzen. Die in Aussicht [1]) gestellte, ausführliche Abhandlung über diese Versuche ist jetzt noch nicht erschienen, aber die vorläufige Mitteilung enthält schon mehrere wichtigen Ergebnisse. Ich werde dieselben später besprechen.

Seit einigen Jahren habe ich mich auch mit Untersuchungen über das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung beschäftigt und ich habe dabei die statistische Methode angewandt. Obgleich die Versuche noch nicht ganz zu Ende geführt sind, will ich dennoch schon jetzt die erhaltenen Resultate mitteilen, weil dieselben beweisen, dass mit Hilfe der statistischen Untersuchungsmethode die Analyse der verwickelten Erscheinungen möglich ist und dass man auf diesem Wege zur Lösung noch unbeantworteter Fragen kommen kann.

Die Versuche wurden mit einigen *Linum*arten angestellt; nämlich mit dem in Südeuropa wildwachsenden *Linum angustifolium* Huds. und mit einigen kultivierten *Lein*formen, dem *Springlein, Linum crepitans* Böningh. und vier Varietäten des *Schliessleins, Linum usitatissimum* L. Absichtlich wurden diese Pflanzen gewählt, weil ich durch frühere Untersuchungen [2]) die Kultur der Pflanzen und ihre Merkmale durch und durch kannte. Über die Kultur will ich zuerst einiges mitteilen.

Die Samen wurden in Keimschüsseln ausgesät und die Keimlinge auf kleine Parzellen in gegenseitiger Entfernung

---

1) H. Nilsson—Ehle, Kreuzungsuntersuchungen an *Hafer* und *Weizen*. Lunds Universitets Ärsskrift, N. F. Afd. 2, Bd. 5, No. 2, S. 106.

2) Der *Flachs*stengel, eine statistisch-anatomische Monographie. Verhand. v. d. Holl. Maatsch. der Wetensch. Haarlem, Verz. 3, Deel VI, Stuk 4, 1907.

von 10 cm ausgepflanzt. Bei diesem Standraum konnten die Pflanzen sich kräftig entwicklen und genügend Samen für die Fortsetzung der Kultur bilden. Jeder Keimling wurde auf dem Beete im Versuchsgarten von einem Röhrchen aus Drahtnetz von etwa 5 cm Höhe und 4 cm Diameter umgeben zum Schutz gegen die Würmer. Dies war notwendig, denn einige Jahre her, beim Anfang der Versuche, wurden in einer einzigen Nacht fast alle zweihundert, am vorigen Tage gepflanzten Keimlinge von Würmern in die Erde gezogen und vernichtet. Das Umgeben mit Drahtnetz hat sich als zweckmässig erwiesen, denn seitdem sind von einigen Tausenden von Pflanzen nur einige wenige durch Würmer verloren gegangen. Ich teile dieses mit, weil vielleicht auch andere Untersucher dieses Übel kennen und es für wertvolle Pflanzen der Mühe lohnt das Mittel anzuwenden.

Die genannten *Linum*arten haben alle Selbstbefruchtung, deshalb mussten die Antheren vor der künstlichen Bestäubung entfernt werden. Dies geschah frühzeitig, als die Blume noch nicht geöffnet war. Nach der Bestäubung wurden die Pflanzen in Tüll- oder Pergamindüten vom Besuch der Insekten abgeschlossen. Die Nachkommen wurden nicht einzeln isoliert, sondern 100—200 zugleich von einem Drahtnetzkasten umgeben. Jeder Kasten war 130 cm lang, 95 cm breit im Zusammenhang mit der Breite der Beete und 120 cm hoch. Die 4 Seitenwände und die nach beiden Seiten geneigte Dachwand wurden von gesonderten Drahtnetzrahmen, welche auf dem Felde leicht miteinander verbunden werden konnten, gebildet. Dies hatte den Vorteil, dass die Kasten, wenn nicht gebraucht, nur wenig Platz einnahmen und zumal, dass dieselben leicht um die Pflanzen gestellt und wieder entfernt werden konnten. Die Seitenwände wurden mittels eines Seiles, das um an denselben sich befindenden

Knöpfchen geschlungen wurde, miteinander verbunden. Die obere, dachförmige Wand konnte an beiden Seiten geöffnet und die obere Hälfte jeder der beiden längeren Seitenwände konnte niedergeklappt werden. Hierdurch waren alle Pflanzen, auch die welche niedrig blieben unter meinem Bereiche, so dass die nötigen Manipulationen leicht ausgeführt werden konnten. Auf die geneigten Flächen des Daches wurden bei andauerndem Regenwetter Glasscheiben gelegt damit die Blüten trocken blieben und Kreuzungen ausgeführt werden konnten. Die Kasten wurden beim Anfang der Blüte um die Pflanzen gestellt und nach dem Abblühen sogleich wieder entfernt um die Entwicklung möglichst wenig zu hemmen.

Bei der Ernte der Samen der *Linum*formen mit aufspringenden Früchten tat sich noch eine kleine Schwierigkeit vor. Bei der geringsten Bewegung der Pflanze fallen die Samen aus der aufgesprungenen Frucht und es war deshalb notwendig den Verlust der Samen vorzubeugen. In denjenigen Fällen, in welchen *Linum angustifolium* oder *Linum crepitans*, welche beide aufspringende Früchte haben, bei der Kreuzung die Mutter war, wurden die Früchte kurz vor der Reife von dünnem Tüll umgeben. Für die Tausenden von Früchten der Nachkommen dieser und der reziproken Kreuzungen war dies zu zeitraubend. Deshalb wurden diese Pflanzen, nachdem eine oder mehrere Früchte vollkommen reif waren, aus dem Boden gezogen und einzeln in Papierdüten aufgehoben. Die meisten der übrigen Früchte reiften dann vollständig nach.

Von den erhaltenen Hybriden wurden mehrere Merkmale statistisch untersucht. Bevor aber zu der Beschreibung dieser Untersuchung überzugehen, will ich die verschiedenen *Linum*formen in Bezug auf die in dieser Arbeit behandelten Merkmale kurz miteinander vergleichen.

Eine der vier Varietäten von *Linum usitatissimum* ist

der in hiesiger Gegend allgemein kultivierte Lein, im folgenden *gewöhnlicher Lein* genannt, eine zweite ist eine aus Ägypten stammende Form, [1]) welche ich mit dem Namen *ägyptischer Lein* andeuten werde. Letzterer unterscheidet sich vom *gewöhnlichen Lein* dadurch, dass Blume, Frucht und Samen viel grösser sind, während die Ränder der Fruchtscheidewände eine viel stärkere Behaarung zeigen. Die zwei anderen Varietäten unterscheiden sich vom *gewöhnlichen Lein* fast nur durch die Farbe ihrer Blüten, eine der beide Formen hat weisse, die andere sehr hellblau gefärbte Blumen.

Linum crepitans stimmt in der Farbe der Blume und in der Grösse der Blume, Frucht und Samen fast vollkommen mit dem *gewöhnlichen Lein* überein, hat aber im Gegensatz zu diesem und zu dem *ägyptischen Lein* aufspringende Früchte und unbehaarte Ränder der Scheidewände.

Linum angustifolium hat sehr hellblau gefärbte Blumen, welche ebenso wie die Früchte und Samen viel kleiner sind als diejenigen des *gewöhnlichen Leins;* die Farbe der Samen dagegen ist etwas dunkler als die der anderen Formen. Die Früchte springen wie bei allen wilden *Linum*arten bei der Reife auf und die Ränder der Scheidewände sind behaart.

Unter den wilden *Linum*arten war *L. angustifolium* die einzige, welche mit den kultivierten *Lein*formen Bastarde gab. Die Kreuzungen mit *L. perenne, austriacum* und *narbonense,* gleichgültig in welcher Richtung, blieben ohne Erfolg. Dies deutet darauf hin, dass *L. angustifolium* den kultivierten *Lein*formen näher steht als die anderen Spezies und mit mehr Recht als die Stammpflanze betrachtet werden muss.

Zwischen den genannten Formen, und zwar meistens

1) Der *Flachs*stengel, S. 22.

zwischen reinen Linien derselben, wurden die folgenden Kreuzungen ausgeführt: *gewöhnlicher Lein* × *ägyptischer Lein*,[1]) *gewöhnlicher Lein* × *Linum crepitans*, *gewöhnlicher Lein* × *Linum angustifolium*, *ägyptischer Lein* × *Linum crepitans*, *ägyptischer Lein* × *Linum angustifolium* und von allen diesen auch die reziproken Kreuzungen. Weiter wurden noch die hellblaublühende Form des *gewöhnlichen Leins* mit der weissblühenden Varietät als Mutter gekreuzt und letztere ebenfalls als Mutter mit dem *ägyptischen Lein*.

Bei den Nachkommen dieser beiden letzten Kreuzungen wurde nur das Verhalten der Blütenfarbe studiert, bei denjenigen der anderen Bastardierungen aber mehrere der folgenden Merkmale: Länge und Breite des Samens, Länge, Breite und Farbe des Blumenblattes, Aufspringen und Geschlossenbleiben der Frucht und die Behaarung der Scheidewände derselben. Auch wurden Beobachtungen über die Grösse der Frucht gemacht. Weil aber die Höhe und der Querdurchmesser von aufgesprungenen und von geschlossenen Früchten schwierig miteinander zu vergleichen sind, habe ich diese Merkmale nicht eingehend untersucht. Es war aber auch ohne viele Messungen deutlich, dass die Grösse der Frucht bei der Kreuzung dieselben Erscheinungen zeigte wie die des Samens, nur waren die Erscheinungen bei der ersteren, infolge der grösseren Variabilität der Dimensionen der Frucht schwerer zu analysieren.

Bei den ersten der obengenannten Merkmale, nämlich bei der Länge und Breite des Samens und bei der Länge und Breite des Blumenblattes ist der Unterschied zwischen den gekreuzten Formen ein quantitativer. Zudem ist die fluktuierende Variabilität dieser Merkmale eine so bedeu-

---

1) Nach der jetzt gebräuchlichen Weise ist die zuerst genannte Form die Mutter, die zweite der Vater.

tende, dass dieselbe möglicherweise die bei der Kreuzung auftretenden Erscheinungen beeinflussen kann. Anders verhält es sich bei der etwaigen Behaarung der Fruchtscheidewände. Hier handelt es sich bei der Kreuzung um eine Alternative, die Scheidewände sind entweder behaart oder kahl; der Unterschied ist also mehr qualitativ. In diesem Falle ist die fluktuierende Variabilität bei einer der beiden Formen null und bei der anderen so gering, dass kein Einfluss derselben auf die bei der Kreuzung auftretenden Erscheinungen zu erwarten ist.

Zwischen diesen bei der Kreuzung in Quantität oder in Qualität voneinander abweichenden Merkmalen bilden andere gewissermassen einen Übergang. Die Früchte des *ägyptischen Leins* bleiben vollkommen geschlossen. Die aus der Kreuzung dieser Varietät mit einer Form mit aufspringenden Früchten hervorgegangenen Nachkommen haben entweder geschlossenbleibende oder aufspringende Früchte; der Unterschied zwischen den Eltern ist ein qualitativer. Die geringe fluktuierende Variabilität des Aufspringens bei der einen Form wird die bei den Kreuzungen auftretenden Erscheinungen wahrscheinlich nicht beeinflussen. Beim *gewöhnlichen Lein* dagegen sind nicht alle Früchte vollkommen geschlossen, sondern es gibt solche, welche an der Spitze ein wenig geöffnet sind. Der Unterschied zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und einer Form mit aufspringenden Früchten ist also nicht ein rein qualitativer, sondern mehr quantitativ und liegt im verschiedenen Grade des Aufspringens. Die hier bei beiden Formen vorhandene, sei es auch geringe, fluktuierende Variabilität beeinflusst möglicherweise die bei der Kreuzung auftretenden Erscheinungen. Auch die Farbe der Blüten zweier Formen können in qualitativem oder in quantitativem Sinne voneinander abweichen. Unabhängig von der fluktuierenden Variabilität der Blütenfarbe handelt es sich

bei der Kreuzung zwischen dem weiss- und dem blaublühenden *Lein* um einen Qualitätsunterschied, um eine Alternative. Bei der Kreuzung zwischen dem hellblaublühenden *L. angustifolium* und dem dunkler gefärbten *gewöhnlichen* oder *ägyptischen Lein* dagegen tritt der Unterschied in der Quantität mehr in den Vordergrund und obgleich die fluktuierende Variabilität der Blütenfarbe bei diesen Formen ziemlich gering ist, so ist es dennoch möglich, dass diese einen Einfluss auf die bei der Kreuzung auftretenden Erscheinungen ausübt.

Die Merkmale, deren Verhalten bei der Bastardierung im folgenden beschrieben werden soll, waren also solche, bei welchen der Unterschied zwischen den gekreuzten Formen ein quantitativer und solche wo der Unterschied ein qualitativer war, ebenfalls solche, welche einen Übergang zwischen beiden bildeten. Die fluktuierende Variabilität war eine deutliche, eine geringe oder eine nur unbedeutende.

Ich werde jetzt eins nach dem anderen diese verschiedenen Merkmale behandeln und dabei zuerst die wahrgenommenen Erscheinungen besprechen um später die aus den Beobachtungen hervorgehenden Schlussfolgerungen zu geben.

KAPITEL I.

Die Länge des Samens.

Zu einer statistischen Untersuchung von Merkmalen bei der Kreuzung zwischen *Linum*formen sind die Länge und die Breite des Samens sehr geeignet. Denn wie auch frühere Beobachtungen [1] mir schon gelehrt hatten, ist die Empfindlichkeit äusseren Umständen gegenüber für die Samengrösse sehr gering. Diese Tatsache ist besonders wichtig für die Untersuchung der Hybriden weil hierdurch der Einfluss äusserer Faktoren grösstenteils ausgeschlossen wird und man mit Sicherheit annehmen kann, dass kleine Unterschiede in der Samenlänge oder -breite verschiedener Nachkommen derselben Kreuzung nicht von äusseren Ursachen bedingt werden, sondern eine Folge verschiedener Eigenschaften der Pflanzen sind. Zudem bietet die Untersuchung der Samen den Vorteil, dass die Grösse bei den verschiedenen Arten und Varietäten bedeutend auseinander geht. Man kann dadurch Formen kreuzen deren Variation nicht transgressiv ist.

In einigen Fällen untersuchte ich sowohl die Länge als auch die Breite des Samens, weil aber diese beiden Merkmale stets dasselbe Resultat gaben, habe ich mich später auf das Studium der Samenlänge beschränkt.

Ehe ich jetzt die Beobachtungen mitteile, muss ich zum richtigen Verständnis der Tatsachen noch einen Punkt hervorheben.

1) Der *Flachs*stengel, S. 45, 46 und 49 findet man Angaben über die Variabilitat und den Empfindlichkeitskoeffizient des *gewöhnlichen Leins.*

Der Samen nämlich gehört zwei Generationen zugleich an, die Samenschale ist ein Teil der Mutterpflanze, der Keim dagegen gehört schon zur folgenden Generation. Die Samenschale des aus einer Kreuzung entstandenen Samens ist also rein die Mutterform, während der Keim hybrid ist. Es wäre nun möglich, dass die zwei im Samen vorhandenen Generationen einander derart beeinflussten, dass die bei der Bastardierung auftretenden Erscheinungen sehr verwickelt wurden. Meine Beobachtungen ergaben aber, dass die Grösse des Samens nur von den Eigenschaften der Mutterpflanze bestimmt wurde; der hybride Keim übte keinen Einfluss darauf aus, es sei dass die Vaterpflanze kleinere oder grössere Samen hatte. Die im hybriden Keim vorhandenen väterlichen Eigenschaften für die Samengrösse äusserten sich nicht im Keime selbst, sondern erst in den Samen der hybriden Pflanze, welche aus diesem Keim enstand. Derartige Beobachtungen wurden von Johannsen [1]) bei *Bohnen* gemacht.

Bei reziproken Kreuzungen zwischen Formen mit kleinen und mit grossen Samen waren die aus beiden Kreuzungen entstandenen Samen also ungleicher Grösse. Der Einfluss der Mutter war auch noch nach der Keimung merkbar, hörte aber während der Entwicklung der Pflanzen auf. Ich werde diesen Gegenstand später ausführlicher behandeln. Es genügt hier zu wissen, dass der Samen der ersten Hybridgeneration sich, was die Grösse desselben betrifft, derart verhält alsob der ganze Samen dieser Generation angehört. In Übereinstimmung hiermit werde ich im folgenden die Samen der ersten Hybridgeneration mit F_1, die der zweiten mit F_2 usw. andeuten.

---

1) W. Johannsen, l. c. S. 366 und Does hybridisation increase fluctuating variability? Report of the Conference on Genetics, London, 1906.

§ 1. Ägyptischer Lein × Linum angustifolium und die reziproke Kreuzung.

Der Unterschied in der Samengrösse dieser beiden Formen ist so gross, dass die Variationsgebiete weit voneinander entfernt liegen. Aus der Abbildung der Samen, Taf. 3 Fig. 1, und aus den Frequenzkurven der Samenlänge, Taf. 4, Fig. 1, P, sowie aus den folgenden Werten für die Samenlänge geht dieses hervor.

	L. angustifolium	*Ägyptischer Lein*
Mediane	2.4 mm	6.08 mm
Minimum	2.2 „	5.04 „
Maximum	2.59 „	6.87 „
Variabilitätskoeffizient $\frac{Q}{M}$	0.025	0.026

Die Kreuzungen wurden im Jahre 1908 ausgeführt. Die erste Generation, F_1, 1909 bestand aus 5 Pflanzen von der Kreuzung *ägyptischer Lein* × *L. angustifolium* und 4 Pflanzen von der umgekehrten Kreuzung. Die verschiedenen Pflanzen derselben Kreuzung zeigten keinen Unterschied in der Samengrösse, während auch die Pflanzen der einen reziproken Kreuzung in dieser Hinsicht mit denen der anderen übereinstimmten.

Die Samenlänge variierte zwischen 3.58 und 4.27 mm, die Mediane betrug 3.94 mm, $\frac{Q}{M}$ war 0.023; die Länge der F_1-Samen war also intermediär, die Variabilität ungefähr so gross wie die der Eltern und die Variation mit derjenigen der Eltern nicht transgressiv. Fig. 1, Taf. 4 gibt eine Darstellung der Lage der F_1-Frequenzkurve mit Beziehung zu den P-Kurven und in Fig. 1 Taf. 3 sind unter den Samen der Eltern die der Hybriden erster Generation abgebildet. Aus den Kurven geht hervor, dass der kürzeste

Samen der Hybriden viel länger als die exstremste Variante des *L. angustifolium* war und der längste Samen derselben viel kürzer als der kürzeste beim *ägyptischen Lein* vorkommende. An allen Samen der ersten Bastardgeneration war also die Hybridnatur sichtbar.

Die zweite Generation der Hybriden, F_2, 1910 umfasste für jede der beiden reziproken Kreuzungen 105 Pflanzen. Einige gingen vor der Ernte verloren, sodass schliesslich 101 und 102 Pflanzen übrig blieben.

Auch in dieser Generation stimmten die Nachkommen der einen reziproken Kreuzung vollkommen mit denjenigen der anderen überein. Ich werde deshalb nicht die beiden Kreuzungen besprechen, sondern nur die Kreuzung *ägyptischer Lein* × *L. angustifolium*, welche ich am ausführlichsten untersuchte.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung zeigte sich, dass die durchschnittliche Samenlänge der verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene war. Zur Erhaltung einer Übersicht ordnete ich die Schachteln, welche jede die Samen einer Pflanze enthielten, in einer Reihe an, nach dem Augenmasse mit den kleinsten Samen anfangend und nach der Grösse fortschreitend.

Aus dieser Anordnung ergab sich, dass die F_2-Pflanzen nach der Länge ihrer Samen nicht in Gruppen eingeteilt werden konnten, sondern dass dieselben für dieses Merkmal eine für das Auge kontinuierliche Reihe bildeten. Um das Verhalten der Samenlänge in der zweiten Generation eingehender zu studieren, war es aber notwendig diese Länge statistisch zu bestimmen. Weil es zu zeitraubend war wenigstens 100 Samen von allen 100 Pflanzen zu messen, wurden 20 Pflanzen, welche zusammen ein Bild der ganzen zweiten Generation gaben, für die Untersuchung ausgewählt. Aus der obengenannten Reihe nahm ich dazu die erste Schachtel d. h. diejenige mit den kleinsten Samen

und die 101. mit den grössten Samen und von den übrigen noch achtzehn, in der Reihe in ungefähr gleicher Entfernung voneinander stehenden. Wenn zufälligerweise eine Schachtel, deren Samen gemessen werden sollten, zu wenig Samen enthielt, wurde die vorangehende oder die folgende genommen. Für jede Pflanze wurde die Länge von 100 Samen mikroskopisch mit schwacher Vergrösserung gemessen; bei der geringen Variabilität der Samenlänge der einzelnen Pflanzen reichte diese Anzahl zur Bestimmung der Variationskurve hin. In Fig. 1 Taf. 4 sind die erhaltenen zwanzig Frequenzkurven mit dünner, ununterbrochener Linie dargestellt worden. Diese 20 Kurven gaben zusammen eine Übersicht der ganzen zweiten Generation, denn die übrigen 81 Pflanzen, deren Samen nicht in so grosser Anzahl gemessen wurden, würden Kurven gegeben haben, welche regelmässig zwischen den dargestellten liegen würden, je vier zwischen zwei aufeinanderfolgenden. Die an den 20 Pflanzen gemachten Beobachtungen beziehen sich also auf die ganze Generation.

Diese Beobachtungen ergaben, dass die Samenlänge bei den verschiedenen F_2-Pflanzen eine sehr verschiedene war; die Mediane variierte zwischen 2.98 und 4.42 mm. Wie oben gesagt wurde, müssen bei der gleichmässigen Kultur und bei der geringen Empfindlichkeit der Samenlänge äusseren Umständen gegenüber, diese Unterschiede fast ganz inneren Differenzen der Pflanzen zugeschrieben werden.

Die Mediane der Samenlänge betrug für *L. angustifolium* 2.4 mm für den *ägyptischen Lein* 6.08 mm; die medianen Werte für die Pflanzen der zweiten Generation lagen also alle zwischen diesen beiden. Keine einzige der 101 Pflanzen und ebensowenig eine einzige der 102 Pflanzen der reziproken Kreuzung, hatte Samen deren medianer Wert mit denjenigen der Grosseltern übereinstimmte. Wie aus der Fig. 1 Taf. 4 und aus der Abbildung der Samen,

Taf. 3, Fig. 1 hervorgeht, bestand sogar ein bedeutender Unterschied zwischen den Samen des *L. angustifolium* und den kleinsten der zweiten Generation einerseits und zwischen den Samen des *ägyptischen Leins* und den grössten der Hybriden anderseits. Unter 203 Pflanzen der zweiten Generation gab es also keine einzige, welche einen der grosselterlichen Typen zeigte; alle Nachkommen waren intermediär; entweder genau intermediär oder mehr oder weniger goneoklin nach der einen oder der anderen Seite. Die Hinneigung zu den grosselterlichen Typen war sogar nicht so stark, dass die Kurven der extremsten Nachkommen die der P-Formen bereichten. Die Variation der zweiten Generation war also nicht transgressiv mit derjenigen der Grosseltern, und auch alle Samen dieser Generation zeigten den Hybridcharakter.

Die genauere Untersuchung bestätigte also die mit dem Auge gemachte Beobachtung, dass die zweite Generation nicht in einige wenige Gruppen eingeteilt werden konnte, und es ergab sich, dass die Anzahl der Pflanzen mit mittlerer Samenlänge eine grössere war als diejenige von dem mehr matro- oder patroklinen Typus. Die Figur 1 zeigt wie die Kurven in der Mitte angehäuft sind und nach beiden Seiten zu stets weiter voneinander entfernt liegen. Wenn die Kurven aller Pflanzen gezeichnet wären, so würde diese Erscheinung noch viel auffallender gewesen sein. Auch aus den medianen Werten der Samenlänge für die 20 untersuchten Pflanzen geht diese Gruppierung hervor, wie die folgende Tabelle zeigt.

Mediane der Samenlänge in mm	Anzahl der Individuen
2.8—3.0	1
3.0—3.2	0
3.2—3.4	1
3.4—3.6	4
3.6—3.8	5
3.8—4.0	6
4.0—4.2	1
4.2—4.4	1
4.4—4.6	1

Hieraus ergibt sich, dass von den 20 untersuchten Pflanzen die grösste Anzahl einen mittleren Wert für die Mediane der Samenlänge hatte, während nur wenige Pflanzen die kleinen und grossen Medianen aufwiesen. Es wird also deutlich sein, dass wenn auch noch die Medianen der übrigen 81 Pflanzen bestimmt wären, die Mediane für alle Pflanzen zusammen eine gewöhnliche Variationskurve zeigen würde. In Übereinstimmung hiermit gaben die Samen aller Pflanzen zusammen eine Kurve, welche sich nicht von der gewöhnlichen Variationskurve unterschied, obgleich dieselbe aus 101 Partialkurven zusammengesetzt war. Taf. 4 Fig. 1, F_2.

Es handelte sich hier also um einen Fall, in welchem die zweite Hybridgeneration sich nicht in einige wenige leicht trennbaren Gruppen spaltete, sondern eine grosse Anzahl von Formen entstand, welche sich in der Weise von gewöhnlichen Varianten um ein Mittel gruppierten. Die Unterschiede dieser verschiedenen Formen wurden hier aber nicht, wie bei der fluktuierenden Variabilität der Fall ist, von äusseren Faktoren hervorgerufen, sondern waren eine Folge innerer Differenzen zwischen den Pflanzen.

§ 2. Gewöhnlicher Lein × Linum angustifolium und die reziproke Kreuzung.

Die Samen *des gewöhnlichen Leins* sind bedeutend kleiner als die des *ägyptischen*, der Unterschied mit *L. angustifolium* ist also geringer als im vorhergehenden Fall. Dennoch liegen die Variationsgebiete für die Samenlänge der beiden Formen noch weit voneinander entfernt, wie aus Fig. 2, Taf. 4 und aus den folgenden Werten deutlich ist.

	L. angustifolium		*Gewöhnlicher Lein*	
Mediane	2.4	mm	4.13	mm
Minimum	2.2	„	3.52	„
Maximum	2.59	„	4.56	„
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.025		0.021	

Die Kreuzungen wurden im Jahre 1908 ausgeführt. Die erste Generation, 1909, umfasste von der Kreuzung *gewöhnlicher Lein × L. angustifolium* 21 Pflanzen, von der umgekehrten Kreuzung 33.

Die erste Generation war einförmig; die Samenlänge zeigte keinen Unterschied zwischen den verschiedenen Pflanzen derselben Kreuzung und auch die Pflanzen der einen reziproken Kreuzung stimmten in dieser Hinsicht

mit denen der anderen überein. Die mediane Samenlänge betrug 3.34 mm, dieselbe hielt also ungefähr die Mitte zwischen den Medianen der beiden Eltern. Wie aus der Fig. 2, Taf. 4 hervorgeht, bestand zwischen den grössten Samen des *L. angustifolium* und den kleinsten der Hybriden ein bedeutender Unterschied. Dagegen war die Variation der Samenlänge der Hybriden mit der des *gewöhnlichen Leins* ein wenig transgressiv. Im allgemeinen waren die F_1-Samen also intermediär und sichtbar hybrid, nur die allergrössten unterschieden sich nicht von den kleinsten Samen des *gewöhnlichen Leins*. Der Variabilitätskoeffizient $\frac{Q}{M}$ betrug 0.019, war also noch etwas geringer als die der Eltern.

Die zweite Generation, 1910, bestand aus 102 Nachkommen der Kreuzung *gewöhnlicher Lein* × *L. angustifolium* und 120 der umgekehrten Kreuzung.

In dieser Generation traten die nämlichen Erscheinungen auf wie bei der vorhergehenden Kreuzung. Auch hier bildete diese Generation, in der oben beschriebenen Weise nach der Samengrösse der einzelnen Pflanzen angeordnet, eine für das Auge kontinuierliche Reihe; eine Einteilung in grössere oder kleinere Gruppen war nicht möglich. Schon die oberflächliche Betrachtung der Reihe genügte um zu zeigen, dass die Individuen mit dem Mittelcharakter der Samenlänge am zahlreichsten waren, während die extremeren Typen in geringerer Anzahl vorkamen; die Individuen waren nach der Art von Varianten um ein Mittel herum gruppiert. Weil es zu zeitraubend war den medianen Wert der Samenlänge für eine grössere Anzahl von Pflanzen zu bestimmen, habe ich nur die Kurve für die gesamten Pflanzen bestimmt. Wie die Fig. 2, Taf. 4, F_2 zeigt, unterscheidet dieselbe sich nicht von einer Kurve fluktuierend variierender Individuen, obgleich die Unterschiede in der Samenlänge der verschiedenen F_2-Pflanzen von

inneren und nicht von äusseren Ursachen bedingt wurden.

Ausserdem habe ich die Variationskurve der Samenlänge für die Pflanze der gesamten zweiten Generation mit den kleinsten und für die mit den grössten Samen bestimmt. In der Fig. 2 sind diese Kurven mit dünner, ununterbrochener Linie dargestellt. Hieraus ergibt sich ein Unterschied mit der Kreuzung zwischen dem *ägyptischen Lein* und *L. angustifolium*. Während bei dieser letzteren die extremsten F_2-Formen bedeutend kleiner beziehungsweise grösser waren als die P-Formen, Fig. 1, Taf. 4, waren diese Differenzen mit den P-Formen bei der Kreuzung zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und *L. angustifolium* viel geringer. Hier war die Variation der äussersten F_2-Typen mit der der P-Formen transgressiv.

In der zweiten Generation dieser Kreuzung zeigte sich also eine viel stärkere Annäherung an die grosselterlichen Typen, aber auch hier traten die reinen Formen unter 122 Pflanzen nicht auf.

Vergleicht man in den Fig. 1 und 2 die Entfernung zwischen den extremsten F_2-Kurven, so ergibt sich, dass diese fast dieselbe ist. Das Gebiet, über welches die Typen der F_2-Generation verbreitet waren, war für beide Kreuzungen also fast gleich gross, indem in beiden Fällen die Anzahl der F_2-Pflanzen auch ungefähr die nämliche war. Während aber bei der Kreuzung zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und *L. angustifolium* die P-Formen fast erreicht wurden, lag bei der Kreuzung zwischen dem *ägyptischen Lein* und *L. angustifolium* das Gebiet der zweiten Generation noch bedeutend von den Gebieten der P-Formen entfernt.

§ 3. Ägyptischer Lein × gewöhnlicher Lein und die reziproke Kreuzung.

Während im Vorhergehenden das Verhalten der Samenlänge bei der Kreuzung zwischen zwei verschiedenen Arten

behandelt wurde, werde ich jetzt die Kreuzung zwischen zwei Varietäten derselben Art, in diesem Falle *Linum usitatissimum* besprechen.

Die Samen des *ägyptischen Leins* sind viel grösser als die des *gewöhnlichen Leins* und die Variation beider Samen ist nicht transgressiv, wie aus den folgenden Werten und aus der Fig. 3, Taf. 4 hervorgeht.

	Gewöhnlicher Lein	*Ägyptischer Lein*
Mediane	4.13 mm	6.08 mm
Minimum	3.52 „	5.04 „
Maximum	4.56 „	6.87 „
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.021	0.026

Die Kreuzungen wurden im Jahre 1906 gemacht. Die erste Generation bestand aus 19 Pflanzen der Kreuzung *ägyptischer Lein* × *gewöhnlicher Lein* und 14 der umgekehrten Kreuzung.

Im Gegensatz zu den beiden vorigen Kreuzungen war die erste Generation nicht vollkommen uniform. Im allgemeinen stimmten die Nachkommen der einen reziproken Kreuzung mit denen der anderen überein, aber die Nachkommen derselben Kreuzung zeigten unter sich einen Unterschied in der Grösse ihrer Samen. In Fig. 3, Taf. 4 sind die Variationskurven für die Samenlänge von zwei Pflanzen der Kreuzung *ägyptischer Lein* × *gewöhnlicher Lein* dargestellt.

Schon in der ersten Generation traten also mehrere Typen auf, eine Erscheinung, welche auch von Nilsson—Ehle[1]) bei seinen Kreuzungen bei *Hafer* und *Weizen* beobachtet wurde. Gleichwie in den Kulturen von Nilsson—Ehle erwiesen diese Unterschiede sich als nicht

1) H. Nilsson—Ehle, l. c. S. 24.

erblich, denn die Nachkommen der Pflanzen mit grösseren und mit kleineren Samen stimmten miteinander überein. Im Zusammenhang mit diesem Verhalten liegt die Annahme auf der Hand, dass das Auftreten mehrerer Formen in der ersten Generation den Einfluss verschiedener äusseren Umständen zugeschrieben werden muss. Merkwürdig ist aber, dass die bei den Hybriden auftretenden Unterschiede bedeutend grösser waren als diejenigen, welche in Kulturen der Eltern von mir je beobachtet wurden. Die Heterozygoten waren also entweder empfindlicher für äusseren Faktoren oder es lagen durch unbekannte innere Ursachen bedingte Schwankungen in der Prävalenz vor.

Der Variabilitätskoeffizient war, ungeachtet des Auftretens mehrerer Typen, dennoch ein sehr niedriger, nämlich 0.021, also nicht grösser als beim *gewöhnlichen Lein*.

Obgleich die erste Generation nicht vollkommen uniform war, zeigten dennoch alle Pflanzen einen intermediären Charakter für die Samenlänge. Die Mediane dieses Merkmals für die gesamte Generation betrug 4.89 mm und die Länge variierte zwischen 4.20 und 5.33 mm. Die Variation der Hybriden war also mit derjenigen der beiden Eltern transgressiv, aber nur für die extremeren Varianten; die medianen Varianten der Eltern kamen bei der ersten Generation nicht vor, wie auch aus der Fig. 3, Taf. 4 ersichtlich ist.

Die zweite Generation bestand aus 45 Pflanzen der Kreuzung zwischen dem *ägyptischen* und dem *gewöhnlichen Lein* und 75 der umgekehrten Kreuzung. Weil die Nachkommen dieser beiden Kreuzungen in ihrem Verhalten vollkommen miteinander übereinstimmten, werde ich nur die erstere, von welcher ich auch die dritte Generation untersuchte, behandeln. In der zweiten Generation trat dieselbe Erscheinung auf wie bei den oben beschriebenen Kreuzungen. Die Pflanzen waren in der Länge ihrer Samen

auffallend verschieden voneinander, sie bildeten aber zusammen, nach der durchschnittlichen Samenlänge angeordnet, eine für das Auge kontinuierliche Reihe, in welcher die Individuen mit den mittleren Samentypen die zahlreichsten waren. In Übereinstimmung hiermit gab die gesamte Generation für die Samenlänge eine Kurve, welche als eine Variationskurve aussah, indertat aber zusammengesetzt war aus 45 Kurven, deren Medianen nach der Art von Varianten um ein Mittel gruppiert waren. In Fig. 3, Taf. 4, F_2 ist diese Kurve mit einer unterbrochenen Linie angegeben. Diese zeigt, dass die Transgression der Variation mit derjenigen des *gewöhnlichen Leins* etwas grösser war als in der ersten Generation: grössere Samen als in der ersten Generation kamen aber bei den 45 F_2-Pflanzen nicht vor. Alle Pflanzen hatten einen intermediären Typus der Samenlänge, es sei etwas mehr matro- oder patroklin; die reinen grosselterlichen Typen traten aber nicht auf. In der Figur sind noch die Variationskurven von vier gesonderten Pflanzen, alle Nachkommen derselben F_1-Pflanze, dargestellt. Die mit *a* und mit *c* angedeuteten Kurven beziehen sich auf Pflanzen mit einem der kleinsten beziehungsweise der grössten in der zweiten Generation vorkommenden Samentypen.

Die dritte Generation umfasste 400 Pflanzen der Kreuzung *ägyptischer Lein × gewöhnlicher Lein*. Diese Pflanzen vergegenwärtigten zusammen nicht die Nachkommenschaft der ganzen zweiten Generation, denn es war mir unmöglich Nachkommen aller 45 Pflanzen zu züchten. Ich wählte deshalb zur weiteren Kultur 20 derselben, hauptsächlich die extremeren Typen und zur Vergleichung auch einige der mittleren der zweiten Generation.

Es ergab sich aus der Untersuchung dieser dritten Generation, dass die in F_2 auftretenden Typen der Samenlänge einen erblichen Charakter besassen, im Gegensatz

zu den bei dieser Kreuzung in der ersten Generation auftretenden Typen. Die Nachkommen einer F_2-Pflanze mit kleineren Samen hatten im allgemeinen kleinere Samen als die Nachkommen von Pflanzen mit grösseren Samen. Die meisten F_2-Pflanzen gaben aber keine uniforme Nachkommenschaft. Meistens unterschieden die Pflanzen sich in ihrer Samenlänge voneinander. Die Nachkommenschaft einer einzigen F_2-Pflanze verhielt sich in dieser Hinsicht im grossen und ganzen wie die gesamte zweite Generation. In derselben waren die Individuen mit dem für diese F_3-Pflanzen mittleren Samentypus die zahlreichsten und die extremeren Typen weniger zahlreich. In Fig. 3, Taf. 4, F_3 sind mit *a* angedeutet die Kurven des extremst kleinsten und grössten Typus der Nachkommen der F_2-Pflanze, deren Kurve in F_2 der Figur mit *a* verzeichnet ist. In derselben Weise gehören die Kurven *bb* in F_3 der Figur zur Kurve *b* in F_2 und stellen die Variation der Samenlänge des extremst kleinsten und grössten Typus der Nachkommenschaft der betreffenden F_2-Pflanze dar. Die übrigen Nachkommen dieser beiden F_2-Pflanzen würden Kurven gegeben haben, welche zwischen die Kurven *a* und *a*, F_3 für die eine, und zwischen den Kurven *b* und *b* für die andere gelegen haben würden. Die Pflanze, deren Kurve in F_2 mit *c* angedeutet ist, gab ebenfalls Nachkommen von verschiedenem Samentypus. Die in F_3 mit *c* verzeichnete Kurve ist die der Pflanze, welche die grössten Samen besass; Pflanzen mit noch grösseren Samen kamen auch unter den Nachkommen der anderen F_2-Pflanzen nicht vor. Dieser grösste Typus der dritten Generation war bedeutend grösser als der grösste in der zweiten Generation vorkommende, die Annäherung an den *ägyptischen Lein* war viel stärker, die reine ägyptische Form trat aber nicht auf. Nach der Seite des *gewöhnlichen Leins* war die Transgression in der dritten Generation nicht grösser als in der

zweiten. Alle Pflanzen der dritten Generation zeigten also noch einen intermediären Samentypus, obgleich das Variationsgebiet der gesamten Pflanzen, in Vergleichung mit demjenigen der ersten Generation, viel grösser war. Die Kurve für die Samenlänge der ganzen dritten Generation stimmte nicht, wie in den vorigen Fällen, mit einer gewöhnlichen Variationskurve überein, sondern war, wie die Figur zeigt, zweigipfelig; die mittleren Samentypen waren weniger zahlreich. Diese Erscheinung war eine Folge der Auswahl, welche, wie ich oben sagte, aus der zweiten Generation getroffen wurde. Verhältnismässig wurden weniger mittlere Typen zur weiteren Kultur gewählt und wie die oben beschriebenen Beobachtungen lehrten, gaben die mittleren Typen hauptsächlich Nachkommen vom mittleren Typus. Hatte ich also die Nachkommenschaft der ganzen zweiten Generation untersuchen können, so würde sich ohne Zweifel auch hier eine eingipfelige Kurve ergeben haben.

§ 4. Ägyptischer Lein × Linum crepitans und die reziproke Kreuzung.

Die Samen von *Linum crepitans* sind im allgemeinen etwas länger und breiter als die des *gewöhnlichen Leins*. Der Unterschied zwischen den ersteren und den ägyptischen Leinsamen ist somit geringer als der zwischen den ägyptischen und den gewöhnlichen Samen. Für die Samenbreite ist die Variation der Samen von *L. crepitans* sogar in geringem Grade transgressiv mit der der ägyptischen Samen. Die Kurven für die Samenlänge beider Formen greifen nicht übereinander, die Entfernung zwischen beiden ist aber eine sehr geringe. Aus den folgenden Werten und aus der Fig. 4, Taf. 4 geht dieses hervor.

Samenbreite.

	Linum crepitans	*Ägyptischer Lein*
Mediane	2.43 mm	2.94 mm
Minimum	2.16 „	2.52 „
Maximum	2.67 „	3.19 „

Samenlänge.

Mediane	4.48 mm	6.08 mm
Minimum	4.00 „	5.04 „
Maximum	4.99 „	6.87 „
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.027	0.026

Die Kreuzungen wurden im Jahre 1907 ausgeführt. Die erste Generation bestand aus 9 Pflanzen der Kreuzung *L. crepitans* × *ägyptischer Lein* und 7 der umgekehrten Kreuzung. Die Pflanzen derselben Kreuzung unter sich und ebenso die der einen reziproken Kreuzung mit denen der anderen verglichen, stimmten in der Grösse ihrer Samen vollkommen miteinander überein. Die Hybriden zeigten einen intermediären Samentypus mit einer etwas geringeren Variabilität als die der Eltern, $\frac{Q}{M}$ der Samenlänge war 0.016. In Fig. 4, Taf. 4 ist die Variationskurve der Samenlänge der ersten Generation mit F_1 angedeutet. Aus dieser Figur geht hervor, dass die Variation der Hybriden mit der der beiden Eltern transgressiv war, in starkem Grade mit der des *ägyptischen Leins*. Dennoch traten nur die mit den extremeren Varianten des *ägyptischen Leins* übereinstimmenden Samen bei den Nachkommen auf. Samen mit einer Länge wie die mittleren und grösseren Varianten kamen nicht vor.

Die zweite Generation umfasste 73 Pflanzen der Kreu-

zung *L. crepitans* × *ägyptischer Lein* und 66 der umgekehrten Kreuzung. Weil die beiden Gruppen dieselben Resultate gaben, werde ich sie zusammen besprechen. Die gesamten 139 F_2-Pflanzen zeigten dieselbe Erscheinung wie die oben beschriebenen Kreuzungen. Die Pflanzen unterschieden sich in der Grösse ihrer Samen, konnten aber nach diesem Merkmale nicht in einige scharf getrennten Gruppen eingeteilt werden. Nach der Samengrösse angeordnet bildeten sie eine für das Auge kontinuierliche Reihe, in welcher die mittleren Typen am zahlreichsten waren. Die reinen grosselterlichen Formen kamen nicht vor, wohl aber Formen, welche eine starke Hinneigung zu den P-Formen zeigten. In Fig. 4, Taf. 4 ist mit dünner, ununterbrochener Linie die Kurve der Samenlänge dargestellt für diejenige Pflanze, welche durchschnittlich die kleinsten Samen hatte. Hieraus geht hervor, dass die Transgression mit *L. crepitans* in der zweiten Generation bedeutend grösser war als in der ersten, und das nämliche tat sich beim *ägyptischen Lein* vor.

Zur Erhaltung der dritten Generation wurden die Samen von 20 Pflanzen der zweiten Generation getrennt ausgesät. Hierzu waren Pflanzen mit kleinem, mit mittlerem und mit grossem Samentypus gewählt. Die Anzahl der Nachkommen jeder F_2-Pflanze betrug 30 bis 60, im ganzen etwa 800.

Im allgemeinen stimmten die Parzellen der dritten Generation in ihrem Verhalten der Samenlänge mit der zweiten Generation überein; bei der Mehrzahl der Parzellen unterschieden die Pflanzen sich voneinander in ihrer Samengrösse, die Differenzen zwischen den Extremsten einer Parzelle waren aber meistens geringer als die zwischen dem grösst- und dem kleinstsamigen Typus der zweiten Generation.

Weiter zeigten im grossen und ganzen die Nachkommen

der F_2-Pflanzen mit kleinerem Samentypus kleinere, die der Pflanzen mit grösserem Samentypus grössere Samen. Unter den Nachkommen einer kleinsamigen F_2-Pflanze befand sich eine Pflanze deren Samen sich in ihrer Grösse schon ohne weitere Untersuchung nicht von denjenigen des *L. crepitans* unterschieden. In Fig. 4, Taf. 4, F_3 ist die Kurve der Samenlänge für diese Pflanze dargestellt. Hieraus ergibt sich, dass diese Kurve eine sehr grosse Übereinstimmung mit derjenigen für *L. crepitans* zeigt. Die Gipfel liegen an derselben Stelle. Der geringe Unterschied in der Form der beiden Kurven und das Fehlen der kleinsten Varianten bei der F_3-Pflanze muss der Tatsache zugeschrieben werden, dass die Kurve des *L. crepitans* sich bezieht auf mehrere Pflanzen, welche unter verschiedenen und dabei auch ungünstigen Umständen kultiviert wurden, während die andere Kurve die einer einzigen, unter günstigen Bedingungen erwachsenen Pflanze war.

Ohne Zweifel zeigte diese Pflanze also den reinen Typus der *L. crepitans* Samen. In der dritten Generation dieser Kreuzung trat somit eine der beiden ursprünglichen Formen wieder auf. Die andere, die ägyptische Form kam nicht vor. Zwar gab es Pflanzen, deren Samen sich augenscheinlich nicht oder sehr wenig von den ägyptischen unterschieden, aber die Messung derselben stellte heraus, dass die Differenz zu gross war um den Einfluss äusserer Faktoren zugeschrieben werden zu können. Diese Pflanzen waren also, was die Sämenlange betrifft, nicht rein ägyptisch.

§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels und Betrachtungen über die Deutung der beobachteten Erscheinungen.

Wenn wir die Ergebnisse der verschiedenen Kreuzungen miteinander vergleichen, sehen wir, dass dieselben im

allgemeinen miteinander übereinstimmten. Kurz zusammengefasst ergab sich das Folgende.

Die erste Bastardgeneration war mit einer einzigen Ausnahme einförmig, und die Hybriden besassen einen intermediären Charakter. Die Grösse der Variabilität der Merkmale derselben zeigte keinen nennenswerten Unterschied mit der der beiden Eltern, dieselbe war wie diese eine äusserst geringe, in den meisten Fällen sogar eine noch etwas geringere.

Die zweite Generation war nicht einförmig; nach der Grösse ihrer Samen angeordnet bildeten die Pflanzen eine kontinuierliche Reihe, in welcher die mittleren Typen am zahlreichsten und die extremen in geringerer Anzahl vorhanden waren: d. h. die in der zweiten Generation auftretenden Typen waren nach der Art von Varianten um ein Mittel gruppiert. Alle Pflanzen zeigten einen intermediären Charakter, es sei mehr oder weniger matro- oder patroklin, die reinen P-Formen traten nicht auf, die Annäherung an dieselben war eine sehr verschiedene.

Die gesonderten F_2-Pflanzen gaben nur relativ selten eine einförmige dritte Generation, meistens wiederholten die Erscheinungen der zweiten Generation sich und fand eine mehr oder weniger starke Aufteilung in Typen statt, welche zusammen eine kontinuierliche Reihe mit grösserer Anzahl der Mitteltypen bildeten. Im allgemeinen hatten die Nachkommen von F_2-Pflanzen mit kleinem Samentypus kleinere Samen als die von mittleren oder grossen Typen und die grosssamigen Typen der zweiten Generation gaben die durchschnittlich grösstsamige dritte Generation. Auch war die Annäherung an die P-Formen in der dritten Generation stärker als in der zweiten und in einem Falle trat die reine P-Form auf.

Wie sind nun diese Erscheinungen zu deuten?

Die beschriebenen Verhältnisse zeigen, dass es sich hier

nicht um Mendelhybriden handelt, bei welchen die Eltern sich um eine einzige Anlage, Elementareigenschaft, eine Erbeinheit, eine Einheit oder ein Gen, wie Johannsen [1]) es nennt, voneinander unterscheiden. Es sind also zwei Fälle möglich.

Entweder folgen die Merkmale bei der Kreuzung nicht dem Mendelschen Spaltungsgesetz, oder es findet wohl Spaltung statt, aber der Unterschied der Eltern beträgt mehrere Einheiten. Obgleich alle beobachteten Erscheinungen, auch das Auftreten der P-Form, ohne Spaltung der Anlagen erklärt werden können, so ist aber diese Erklärung so gezwungen, dass die Annahme von mehreren spaltenden Eigenschaften bei weitem den Vorzug verdient. Wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, sind die Tatsachen vollkommen in Übereinstimmung mit den Erscheinungen, welche man theoretisch bei der Kreuzung von Pflanzen mit mehreren unabhängig mendelnden Merkmalspaaren erwarten würde.

Im einfachsten Fall von Mendelkreuzung unterscheiden die Eltern sich in einer einzigen Elementareigenschaft. Ob der Unterschied darin besteht, dass nach der Vorstellung von de Vries bei einem der Eltern die Anlage der Eigenschaft aktiv und beim andern latent ist, oder dass es sich um Vorhandensein und Fehlen der Anlage handelt, wie nach Batesons „presence and absence Hypothesis" in neuerer Zeit von den meisten Forschern angenommen wird, ist für die folgenden Beobachtungen ohne Bedeutung. Wenn also in diesen theoretischen Erwägungen davon die Rede ist, dass eine Pflanze mehr Einheiten oder Gene besitzt als eine andere, so bleibt dahingestellt ob diese Gene in der letzteren Pflanze indertat fehlen oder nur latent sind. Welche Auffassung bei den beobachteten

1) W. Johannsen, l. c. S. 124.

Kreuzungen die wahrscheinlichste ist, werde ich später besprechen. Im genannten Fall, wenn der Unterschied der Eltern eine einzige Elementareigenschaft beträgt, bekommt man in der zweiten Generation nach dem *Zea*-Typus von Correns das Verhältnis 1 : 2 : 1. Die Heterozygoten sind intermediär ausgebildet und neben den P-Formen tritt also eine Zwischenform auf.

Nehmen wir jetzt an, dass der Unterschied in der Länge der Organe von zwei miteinander gekreuzten Pflanzen dadurch bedingt wird, dass die eine Pflanze zwei Einheiten für die Länge des betreffenden Organs mehr hat als die andere. Wenn jede dieser Anlagen für sich eine gewisse Zunahme der Länge verursachen kann, so wird diese Kreuzung sich wie eine dihybride verhalten, aber beide Merkmalspaare beziehen sich auf die Länge des Organs. Nach der Spaltung entstehen dann in der zweiten Generation bekanntlich auf 16 Individuen die 9 möglichen Kombinationen der Anlagen. Bei intermediärer Ausbildung der Heterozygoten gibt es dann 9 verschiedene Formen, eine derselben stimmt äusserlich und innerlich mit dem Grossvater und eine mit der Grossmutter überein, die anderen 7 bilden Zwischenformen. Zwei derselben sind homozygotisch und somit konstant, die anderen spalten sich wieder in der dritten Generation.

Wir sehen also, dass bei einer Differenz zwischen den Eltern von nur zwei Einheiten in der zweiten Generation schon 7 verschiedene Abstufungen des Merkmals zwischen den ursprünglichen Formen auftreten. Nimmt der Unterschied in der Anzahl der Einheiten zwischen den Eltern zu, so steigt die Anzahl der verschiedenen in der zweiten Generation gebildeten Zwischenformen sehr rasch. Beträgt der Unterschied 3 Einheiten so ist diese Anzahl 27, für einen Unterschied von 4 Einheiten 81, im allgemeinen treten 3^n Zwischenformen auf, wenn mit n der Unterschied

in der Anzahl der Einheiten der Eltern bezeichnet wird. Wenn jede der Anlagen eine gleich grosse Zunahme bedingt, liegen die Verhältnisse etwas einfacher und ich will diesen Fall ausführlicher besprechen, weil die beobachteten Erscheinungen mit einer solchen Annahme am meisten übereinstimmen.

Die Anzahl der Zwischenformen in der zweiten Generation beträgt bei einem Unterschied von 2 Anlagen dann 3; eine genau intermediäre, eine welche die Mitte hält zwischen der kleinsten P-Form und der genau intermediären und eine welche die Mitte hält zwischen der letzteren und der grössten P-Form. Unter 16 Individuen gibt es dann ausser den zwei P-Formen, 6 genau intermediäre und je 4 der mehr matro- und patroklinen Zwischenformen. In der Anzahl der Individuen der verschiedenen Formen tritt also eine gewisse Regelmässigkeit auf, die mittellangen Individuen sind am zahlreichsten, weniger zahlreich die kürzeren und die längeren und noch weniger zahlreich die allerlängsten und die allerkürzesten, das sind die P-Formen.

Noch deutlicher tritt diese Erscheinung hervor, wenn der Unterschied der P-Formen durch mehr als 2 Einheiten verursacht wird. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der Verhältnisse in der zweiten Generation wenn der Unterschied der P-Formen 2, 3 usw. Einheiten beträgt.

Unterschied in der Anzahl der Einheiten der P-Formen. n	Zahlenverhältnisse der verschiedenen Formen.	Anzahl der Individuen. 4^n	Anzahl der homozygotischen Individuen. 2^n	Prozentgehalt an homozygotischen Individuen.
1	1 (P) 2 1 (P)	4	2	50
2	1 (P) 4 6 4 1 (P)	16	4	25
3	1 (P) 6 15 20 15 6 1 (P)	64	8	12.5
4	1 (P) 8 28 56 70 56 28 8 1 (P)	256	16	6.25
5	1 (P) 10 45 120 210 252 210 120 45 10 1 (P)	1024	32	3.125
6	1 (P) 12 66 220 495 792 924 792 495 220 66 12 1 (P)	4096	64	1.562

In der zweiten Spalte der Tabelle ist das Verhältnis angegeben, in welchem die verschiedenen in der zweiten Generation gebildeten Formen vorkommen. Die Zahlen sind ausgehend von je einer der beiden P-Formen berechnet. In der Tabelle sind die reinen P-Formen mit P angedeutet, alle übrigen Individuen sind Zwischenformen. In jeder horizontalen Reihe deutet die linke P-Form diejenige an, welche keine der betreffenden Einheiten besitzt, das ist in unserem Beispiel also die kürzere P-Form, darauf folgen in der Reihe von links nach rechts fortschreitend, durch die Zahlen angegeben, die verschiedenen Zwischenformen mit zunehmender Länge und rechts in der Reihe ist die längere P-Form dargestellt.

Aus dieser Tabelle geht nun hervor, dass die Anzahl der Zwischenformen rascher zunimmt als die Anzahl der Einheiten in welcher die P-Formen voneinander abweichen. Im allgemeinen beträgt die Anzahl der Zwischenformen $2n—1$, wenn n die Anzahl der betreffenden Einheiten ist. Wird der Unterschied in der Länge zwischen den Grosseltern z. B. von 5 Einheiten bedingt, so entstehen 9 Zwischenformen. Ist nun der Längenunterschied der P-Formen nicht gross, so sind die in der zweiten Generation gebildeten Abstufungen in der Länge klein und wenn sich dann für die P-Formen und für jede der Zwischenformen die fluktuierende Variabilität hinzufügt, wird es möglich sein, dass die verschiedenen Formen ineinander übergehen.

Zweitens lehrt die Tabelle, dass die Verteilung der Individuen über die verschiedenen Formen eine sehr regelmässige ist. Die Individuen der genau intermediären Form sind am zahlreichsten und nach beiden Seiten zu nimmt die Anzahl stets ab; die sehr kurzen und sehr langen Formen sind seltener und die P-Formen kommen am wenigsten vor. Kommen nun diese drei Momente zusammen, d. h. sind die Unterschiede zwischen den benachbarten

Formen gering, werden die Grenzen zwischen denselben durch die fluktuierende Variabilität jeder der Formen verwischt und ist die Abstufung eine regelmässige, so gibt die gesamte Generation das Bild einer einheitlichen Form mit normaler fluktuierender Variabilität und alle Formen zusammen werden eine Kurve geben, welche sich von einer Variationskurve nicht unterscheiden lässt. Die Zusammensetzung der zweiten Generation aus mehreren innerlich verschiedenen Formen ist dann nicht merkbar.

Weiter ergibt sich aus den in der Tabelle angegebenen Zahlenverhältnissen, dass die relative Anzahl der in der zweiten Generation auftretenden Individuen, welche vollkommen mit einer der P-Formen übereinstimmen, um so geringer ist je grösser der Unterschied in der Anzahl der Einheiten zwischen den Grosseltern. Wird der Unterschied nur von einer einzigen Einheit bedingt, so kommen auf 4 Individuen von den beiden P-Formen je eine vor, bei einer Differenz von 2 Einheiten aber nur je eine auf 16. Mit steigender Anzahl der Einheiten nimmt die Anzahl der Individuen, bei welchen das Auftreten der beiden grosselterlichen Formen theoretisch zu erwarten ist, sehr rasch zu und beträgt bei einem Unterschied von nur 6 Einheiten schon 4096. Wenn die Kultur der zweiten Generation nicht sehr gross ist, wird somit die Wahrscheinlichkeit, die reinen P-Formen zu erhalten, schon gering auch für Fälle, in denen die Grosseltern nur in einigen wenigen Einheiten voneinander abweichen. Umfasst die Kultur in Vergleichung mit der Anzahl der Individuen, welche zusammen die ganze zweite Generation repräsentieren nur eine geringe Anzahl von Pflanzen, so werden vorwiegend die mittleren Formen auftreten, weil diese am zahlreichsten in der vollständigen Serie vergegenwärtigt sind. Die Wahrscheinlichkeit, die extremeren Formen zu erhalten, wird um so geringer je mehr sich diese Formen

den P-Formen nähern, je kleiner die Kultur und je grösser der Unterschied in der Anzahl der Einheiten zwischen den Grosseltern ist. Bei einer verhältnismässig kleinen Kultur werden also meistens nur die intermediären Formen auftreten und von einer Spaltung nach dem *Mendel*schen Gesetz ist keine Spur zu finden, die Kreuzung erscheint wie eine intermediäre.

In der vierten Spalte der Tabelle ist die Anzahl der homozygotischen Individuen angegeben, welche bei einer vollständigen, alle möglichen Gametenkombinationen umfassenden zweiten Generation auftreten. Zwei derselben sind die reinen P-Formen, die übrigen sind Zwischenformen. Wie aus der Tabelle hervorgeht, nimmt mit steigender Anzahl der Einheiten die Anzahl der Homozygoten rascher zu, dieselbe beträgt 2^n. Wird der Unterschied zwischen den Grosseltern durch 2 Einheiten verursacht, so treten 4 homozygotische Individuen auf, zwei derselben stimmen mit den P-Formen überein, 2 sind Zwischenformen; bei einem Unterschied von 6 Einheiten entstehen, ausser den grosselterlichen Typen, 62 Homozygoten.

Im Verhältnis zur vollständigen zweiten Generation aber nimmt mit steigender Anzahl der Einheiten die Anzahl der Homozygoten allmählich ab. In der fünften Spalte der Tabelle ist der Prozentgehalt an Homozygoten der zweiten Generation angegeben und hieraus ergibt sich, dass dieser Gehalt sehr rasch abnimmt. Schon bei einem Unterschied von 6 Einheiten enthält die zweite Generation nur 1,562 % Homozygoten, der übrige Teil ist heterozygotisch.

Bei Weiterzucht der zweiten Generation werden also fast alle Individuen sich wieder spalten, nur 1,562 % ist konstant und gibt eine uniforme Nachkommenschaft. Die Wahrscheinlichkeit, konstante Formen zu erhalten, ist

also geringer je grösser die Anzahl der Einheiten ist, welche den Unterschied zwischen den P-Formen bedingt.

Die verschiedenen Heterozygoten der zweiten Generation spalten sich in der dritten nicht in demselben Grade. Die Aufteilung in Formen ist von der Zusammensetzung des heterozygotischen Individuums abhängig.

Nehmen wir als Beispiel den Fall, dass der Unterschied zwischen den Eltern 4 Einheiten beträgt. Genau intermediäre F_2-Pflanzen können die Zusammensetzung Aa Bb Cc Dd haben, wenn die grossen Buchstaben die vorhandenen oder aktiven Einheiten und die kleinen die fehlenden oder latenten andeuten. Diese F_2-Pflanzen sind für alle Merkmalspaare heterozygotisch, stimmen also mit den F_1-Pflanzen überein und verhalten sich bei der Spaltung vollkommen wie diese. Dieselben geben in der dritten Generation die reinen P-Formen und 7 Zwischenformen in Zahlenverhältnissen, wie sie in der Tabelle für die zweite Generation angegeben sind.

Weil aber nach unserer Voraussetzung jede Einheit dieselbe Zunahme der Länge verursacht, sind Individuen mit der Zusammensetzung AA bb Cc Dd ebenfalls genau intermediär. Diese spalten aber nicht in so starkem Grade, denn weil diese Pflanzen für A und für b homozygotisch sind, können die reinen P-Formen nicht entstehen, die kleinst mögliche Form ist AA bb cc dd, die grösst mögliche AA bb CC DD und zwischen diesen liegen die anderen. Die genau intermediären Individuen sind die zahlreichsten und nach beiden Seiten zu nimmt die Anzahl ab.

Bei den kleinen Formen der zweiten Generation entstehen bei der Aufteilung in Formen in der dritten nur die kleineren Formen. Eine F_2-Pflanze der zweiten Zwischenform z. B. von der Zusammensetzung Aa Bb cc dd gibt nach Spaltung als kleinste Form die P-Form aa bb cc

dd, die grösst mögliche Form ist AA BB cc dd, eine Form die in ihrer sichtbaren Ausbildung mit den genau intermediären Pflanzen der zweiten Generation übereinstimmt.

Die Nachkommenschaft einer derartigen kleineren F_2-Pflanze schwankt also zwischen der kleinen P-Form und der intermediären Zwischenform. Ebenso geben die grösseren F_2-Formen in der dritten Generation im allgemeinen die grösseren Formen.

Die Wahrscheinlichkeit die P-Formen bei Weiterzucht der zweiten Generation zu erhalten, ist also um so grösser je mehr die gewählte F_2-Pflanze sich einem der ursprünglichen Typen nähert. Durch in jeder Generation wiederholte Selektion der extremsten Formen wird es also möglich sein auch bei einer kleinen Kultur die P-Formen zu erreichen.

In allen Fällen von Spaltung in der dritten Generation, es sei dass dieselbe eine geringe oder starke ist, wiederholen sich die Erscheinungen, welche in der zweiten auftreten. Die Individuenzahl der verschiedenen Formen zeigt dieselbe Regelmässigkeit; diejenige Form, welche für eine bestimmte Spaltung die mittlere ist, ist am zahlreichsten vergegenwärtigt, die Anzahl der Individuen der extremeren Formen ist geringer und am geringsten die der extremsten.

Wenn wir nun die notwendigen Folgen der hier vorgeführten theoretischen Auseinandersetzungen vergleichen mit den vorher beschriebenen Beobachtungen so sehen wir, dass dieselben vollkommen miteinander übereinstimmen. Das in der zweiten Generation Auftreten einer kontinuierlichen Reihe von Formen, welche nach der Art von Varianten um ein Mittel gruppiert sind, der intermediäre Charakter dieser Generation und das Fehlen der P-Formen in derselben, die Wiederholung dieser Erscheinungen in der dritten Generation in bei weitem den

meisten Fällen, also das relativ seltene Auftreten konstanter Formen, die stärke Annäherung an die P-Formen in der dritten Generation durch Weiterzucht der kleinsten und grössten F_2-Formen und endlich das Auftreten einer reinen P-Form, alle diese Erscheinungen werden vollkommen erklärt durch die Annahme, dass der Unterschied in der Grösse der Samen zwischen den gekreuzten Pflanzen von mehreren mendelnden Einheiten bedingt wird. Wie gross die Anzahl dieser Einheiten in den verschiedenen Fällen ist, hat sich durch die beschriebenen Untersuchungen nicht mit vollkommener Sicherheit zeigen lassen. Dennoch lehren die Beobachtungen wohl einiges darüber. Bei der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein* betrug die Anzahl der Pflanzen der zweiten Generation 203. Die P-Formen traten nicht auf, es bestand sogar noch ein bedeutender Unterschied zwischen der Samenlänge der extremsten F_2-Formen und derjenigen der Grosseltern. Ich glaube daraus schliessen zu können, dass der Unterschied zwischen dem *ägyptischen Lein* und *L. angustifolium* für die Samenlänge wenigstens 4 Einheiten beträgt. Denn theoretisch kommen auf 256 F_2-Individuen, bei einem Unterschied von 4 Einheiten, die beiden P-Formen je einmal vor und im genannten Fall nicht eine auf 203 Individuen. Fast ohne Zweifel ist der Unterschied zwischen den genannten Formen also grösser als 4 Einheiten, wie viel grösser ist aber nicht zu sagen.

Auch bei der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und dem *gewöhnlichen Lein* fehlten noch die P-Formen bei den 222 F_2-Individuen. Die Annäherung an die Grosseltern war aber eine viel stärkere als bei der vorigen Kreuzung und dieses deutet darauf hin, dass, obgleich auch hier der Unterschied der P-Formen wahrscheinlich durch wenigstens 4 Einheiten verursacht wird, entweder die wirkliche Anzahl derselben geringer ist als bei der Kreuzung zwischen

L. angustifolium und dem *ägyptischen Lein*, oder dass jede Einheit eine geringere Zunahme der Samenlänge verursacht.

Wie ich aber oben schon hervorhob und die Vergleichung der Fig. 1 und 2, Taf. 4 lehrt, war das Gebiet, über welches die Typen in der zweiten Generation verbreitet wurden, für beide Kreuzungen fast gleich gross, während die Anzahl der F_2-Pflanzen auch ungefähr die nämliche war. Aus dieser Erscheinung ergibt sich eine grössere Wahrscheinlichkeit für die Annahme, dass der Unterschied zwischen den beiden Kreuzungen in der Anzahl der Einheiten begründet ist als für die, dass derselbe von der Grösse der Einheiten bedingt wird. Denn wäre der Unterschied zwischen *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein* von bedeutend grösseren Einheiten verursacht als der Unterschied zwischen ersterem und dem *gewöhnlichen Lein*, so würden bei einer ungefähr gleich grossen zweiten Generation der beiden Kreuzungen die auftretenden extremsten Formen nach der Wahrscheinlichkeitslehre im ersteren Falle mehr auseinandergehen als im zweiten.

Auch die beiden anderen Kreuzungen geben nur annäherend Aufschluss über die Anzahl der Einheiten, welche den Unterschied zwischen den Eltern verursacht. Die zweite Generation der Kreuzung zwischen dem *gewöhnlichen* und dem *ägyptischen Lein* umfasste 120 Pflanzen, bei welchen die P-Formen nicht auftraten. Dies deutet auf einen Unterschied von wenigstens 4 Einheiten. Dass die Anzahl wahrscheinlich grösser ist, lehrte die dritte Generation, denn die Weiterzucht der extremeren Formen gab auch die reinen P-Formen nicht.

Nur bei der Kreuzung zwischen dem *ägyptischen Lein* und *L. crepitans* trat eine der P-Formen auf. Unter etwa 800 Pflanzen der dritten Generation befand sich eine einzige für die Samenlänge reine Pflanze. Weil aber die dritte Generation nur einen Teil der Nachkommenschaft

der zweiten umfasste, ist aus diesem Verhältnis kein sicherer Schluss über die Anzahl der Einheiten, welchen den Unterschied zwischen den beiden Formen bedingt, zu ziehen. Nur geht hieraus hervor, dass unter den 139 F_2-Pflanzen schon solche mit sehr wenigen der betreffenden Einheiten vorkamen, weil dieselben unter eine geringe Anzahl von Nachkommen die reine P-Form ohne diese Einheiten gab. Ich glaube deshalb, dass der Unterschied wahrscheinlich nicht viel mehr als 4, vielleicht 5 Einheiten beträgt.

Es liegt jetzt die Frage nahe, ob die verschiedenen Einheiten, welche den Unterschied zwischen den gekreuzten Formen bedingen, gleich gross sind oder nicht. In den vorhergehenden theoretischen Erwägungen habe ich der Einfachheit wegen den ersteren Fall angenommen. Ich will aber jetzt darüber noch folgendes sagen. Bedingte die eine Einheit z. B. eine zweimal so grosse Zunahme als eine andere, so würde, im Zusammenhang mit der geringen Variabilität der Samenlänge, die Kurve für die gesamte zweite Generation eine sehr unregelmässige sein und bei noch grösseren Unterschieden würden mehrere Gipfel entstehen oder sogar getrennte Kurven, also nicht mehr eine kontinuierliche Formenreihe, sondern einzelne Gruppen. In allen Fällen zeigte die zweite Generation aber eine regelmässige, eingipfelige Kurve. Die beobachteten Erscheinungen deuten somit darauf hin, dass kein sehr grosser Unterschied zwischen den Einheiten besteht.

Weiter habe ich es bei meinen theoretischen Betrachtungen unentschieden gelassen, ob der Unterschied zwischen den gekreuzten Formen vom Aktiv- und Latentsein der Anlagen je eines Merkmalspaares oder vom Vorhandensein und Fehlen derselben bedingt wird. Obgleich die Mehrzahl der bei vielen Kreuzungen auftretenden Erscheinungen durch beide Hypothesen gleich gut erklärt

werden kann, so glaube ich dennoch, dass man in Fällen wie den vorliegenden, zu der Annahme des Fehlens der betreffenden Einheiten gezwungen wird. Bei den kultivierten Leinformen ist der Samen grösser als bei allen nächstverwandten wilden Arten. Die Stammpflanze, wahrscheinlich *L. angustifolium,* hat also kleinere Samen als die aus derselben hervorgegangenen Formen. Bei der Annahme, dass es sich hier um Aktiv- und Latentsein der Einheiten handelt, geht man also aus von der Hypothese, dass in der Stammpflanze die Merkmale der später auftretenden Formen bereits latent vorhanden sind. Das scheint mir nun eine unnötige Hilfshypothese. Es ist viel einfacher und a priori ebenso wahrscheinlich anzunehmen, dass die bei den kultivierten Formen auftretenden Einheiten bei *L. angustifolium* wirklich fehlen.

Jetzt bleibt noch ein Punkt zu besprechen übrig. Im Vorhergehenden habe ich angenommen, dass von den zwei gekreuzten Formen, diejenige mit den längsten Samen ausser allen Einheiten, welche auch bei der anderen Form vorkommen, noch einige besitzt, die den Unterschied in der Länge verursachen. Nun ist es deutlich, dass noch eine andere Annahme möglich ist und ich will die Aufmerksamkeit darauf lenken, weil bei anderen Untersuchungen in dieser Richtung dieser Fall sich vortat.

Man kann sich nämlich auch vorstellen, dass alle in der einen Pflanze vorhandenen die Länge bedingenden Einheiten andere sind als die in der anderen Pflanze vorkommenden. Im einfachsten Fall besitzt also jede P-Form eine Einheit, welche bei der anderen fehlt. Es handelt sich dann um eine dihybride Kreuzung und bei intermediärer Ausbildung der Heterozygoten entstehen dann in der zweiten Generation auf 16 Individuen eines ohne Einheiten für die Länge, eines, welches für beide Einheiten homozygotisch ist und 7 andere Formen, unter welchen

auch die reinen P-Formen. Die Samenlänge wird dann in der zweiten Generation schwanken zwischen null und die Summe der Längen der P-Formen; es würden also Formen auftreten, welche kleiner als der kleinste und solche, welche grösser als der grösste der Grosseltern sind.

Das nämliche gilt für den Fall, dass jede der P-Formen mehrere Einheiten für die Länge besitzt, welche die andere nicht hat. Es ist dann zwar möglich, dass die oben beschriebenen Erscheinungen der scheinbar fluktuierenden Variabilität in der zweiten Generation auftreten, aber statt dass die extremst möglichen Formen mit den P-Formen übereinstimmen, können dieselben noch kleiner und noch grösser sein.

Auch ist es möglich, dass der Unterschied in der Länge der Organe zweier Formen nicht dadurch verursacht wird, dass diejenige mit den längeren Organen eine oder mehrere die Länge bedingenden Einheiten mehr besitzt als die andere Form, sondern dass in letzterer eine oder mehrere das Wachstum hemmende Einheiten, welche in der ersteren Form fehlen, vorhanden sind. Bei der Kreuzung werden dann die nämlichen Erscheinungen auftreten als bei der Kreuzung zwischen Formen deren Unterschied von positiven Einheiten bedingt wird. Kommen in der nämlichen Form zugleich die Länge bedingende Einheiten und solche, welche die Längezunahme hemmen, vor, so können in der zweiten Generation die Elterntypen überschreitende Individuen auftreten.

Ob bei den beschriebenen Kreuzungen der Unterschied zwischen den gekreuzten Pflanzen darin besteht, dass die Pflanze mit den längsten Samen alle Einheiten der anderen und dazu noch einige besitzt, oder ob alle oder mehrere Einheiten bei beiden Formen verschiedene sind, muss einstweilen dahingestellt bleiben. Auch ist nicht zu sagen, ob die den Unterschied zwischen den Formen bedingenden Einheiten positive oder negative sind. Ausserordentlich

kleine oder ausserordentlich grosse Formen, welche beweisen würden, dass die betreffenden Einheiten über beide Formen verteilt sind und die Annahme von positiven und negativen Einheiten in einer einzigen Form möglich machen würden, traten nicht auf. Die Kulturen waren dazu aber vielleicht zu klein.

Das Überschreiten der Elterntypen bei der Kreuzung habe ich aber in anderen Fällen wohl beobachtet z. B. bei der Farbe der Samenschale. Bei der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und dem *gewöhnlichen Lein* entstanden in der zweiten Generation Pflanzen mit bedeutend helleren und solche mit entschieden dunkler gefärbten Samen als bei den Grosseltern. Auch von Nilsson-Ehle [1]) wurden derartige Erscheinungen des Überschreitens bei seinen Kreuzungen mit *Hafer* und *Weizen* mehrere Male beobachtet und von ihm in derselben Weise gedeutet durch die Annahme mehrerer, bei den beiden gekreuzten Pflanzen ganz oder teilweise verschiedenen Einheiten, welche unabhängig voneinander mendeln. Die oben beschriebenen Untersuchungen und die daran geknüpften Betrachtungen schliessen sich also den Versuchen und Auffassungen Nilsson-Ehles an.

Nilsson-Ehle ist der erste, der gezeigt hat, dass scheinbar einheitliche Merkmale von mehreren voneinander unabhängigen Einheiten bedingt werden, welche Einheiten jede für sich eine gewisse Abstufung des Merkmals verursachen. So fand er z. B., dass die rote Kornfarbe bei *Weizen* von mehreren Einheiten bedingt wird, denn bei Kreuzung mit einer weisskörnigen Sorte erhielt er dunklere und hellere rotkörnige Zwischenstufen. Infolge seiner noch nicht publizierten Untersuchungen über die Halmhöhe und die Länge der Hüllspelzen bei *Hafer* spricht Nilsson-Ehle in der

---

1) **H. Nilsson-Ehle**, l. c.

vorläufigen Mitteilung darüber als seine Überzeugung aus, dass auch Grössendifferenzen nicht von einem einzigen Merkmalspaar bedingt, sondern durch mehr als eine, vielleicht durch viele selbständigen Einheiten verursacht werden.

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen diese Ansicht. Ferner liefern meine Versuche einen Beweis für die Richtigkeit der theoretischen Erwägungen Langs[1]) über die mögliche Natur intermediärer Bastarde. Seine Betrachtungen stimmen vollkommen überein mit den von mir oben gegebenen, zu welchen ich durch die Beobachtungen geführt wurde.

Lang betont die Möglichkeit, dass scheinbar intermediäre Bastarde entstehen können, wenn der Unterschied zwischen den Eltern von mehreren, voneinander unabhängigen Einheiten, welche jede für sich eine Abstufung verursachen, bedingt wird und wenn der Versuch relativ nur wenig Individuen umfasst.

Von Gross[2]) sind die Betrachtungen Langs kritisiert worden. Nach Gross sind fluktuierend variierende und sprungweise variierende Merkmale in ihrem Verhalten bei der Kreuzung fundamental verschieden. Erstere sind, im Zusammenhang mit seiner Auffassung der Artbildung durch kontinue Variabilität, mehr spezifisch und geben bei der Kreuzung intermediäre Bildungen. Die sprungweise variierenden Merkmale treten bei Varietäten auf und folgen bei Bastardierung dem Mendelschen Gesetz. Nach dieser Auffassung können fluktuiernd variierende Merkmale nicht mendeln und Gross kann sich der Meinung Langs,

1) Arnold Lang, Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der *Kaninchen* nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbungslehre, Bd 4, 1910, S. 1.

2) J. Gross, Ueber Vererbung und Artbildung. Biol. Centralbl., Bd 31, 1911, S. 193.

dass intermediäre Bastarde durch mendeln entstehen können, nicht anschliessen. Er behauptet, dass jede Möglichkeit der Kontrolle für die Zulässigkeit von Langs Hypothese fehlt, denn die nach der Theorie geforderten Homozygoten, d. h. die P-Formen, sind nicht aufgetreten und werden wohl nie gefunden werden. Indertat ist die Wahrscheinlichkeit in dem von Lang angeführten Beispiel der Kreuzung zwischen Kaninchen verschiedener Ohrenlänge eine der P-Formen bei der Weiterzucht zu finden, infolge der zu geringen Anzahl der Individuen, sehr klein, obgleich es nach dem oben Gesagten mittels, Selektion der extremsten Formen gar nicht unerreichbar sein möchte. Damit aber ist die Unzulässigkeit der Hypothese nicht dargetan und meine experimentelle Untersuchungen mit Pflanzen, bei welchen die Verhältnisse günstiger liegen, beweisen die Richtigkeit der Betrachtungen Lang's. Durch das Auftreten der reinen P-Form in meinen Versuchen wird die Kritik von Gross endgültig widerlegt. Und zudem lehren die Beobachtungen, dass Arten und Varietäten sich bei der Kreuzung vollkommen ähnlich verhalten können.

Schliesslich sie erwähnt, dass meine Beobachtungen über die Variabilität der Hybriden im Zusammenhang mit derjenigen der Eltern mit den Ergebnissen der Versuche Johannsens[1]) übereinstimmen. Johannsen hat zur Lösung der Frage ob die Bastardierung die Variabilität steigere, für einige Merkmale von *Bohnen* die Variabilität der Hybriden mit derjenigen der Eltern verglichen und gefunden, dass kein nennenswerter Unterschied zwischen beiden besteht.

---

1) W. Johannsen l. c.

KAPITEL II.

Die Länge und Breite des Blumenblattes.

Wie bereits bei der kurzen Beschreibung der Merkmale der vier untersuchten Leinformen angegeben wurde, weichen dieselben in der Grösse ihrer Blumen mehr oder weniger voneinander ab. Zwischen den Blüten des *gewöhnlichen Leins* und *L. crepitans* besteht nur ein geringer Unterschied, die des ersteren sind ein wenig grösser; der *ägyptischer Lein* dagegen hat viel grössere, *Linum angustifolium* aber bedeutend kleinere Blumen als diese beiden Formen.

Bei allen ist die Variabilität der Blumengrösse, sogar bei Pflanzen unter verschiedenen Wachstumsbedingungen kultiviert, gering und noch weniger schwankt die Grösse bei einer einzigen Pflanze. Nur die Blumen, welche gegen das Ende der Blütezeit an den weniger entwickelten, basalen Seitenzweigen gebildet werden, sind bisweilen bedeutend kleiner als die übrigen derselben Pflanze.

Von den Blumenblättern wurden die Länge und die grösste Breite gemessen. Zu diesem Zwecke wurden die Blättchen bei trocknem Wetter morgens um etwa zehn Uhr in kleine Schachteln gesammelt und sogleich darauf zwischen Fliesspapier gepresst. Absichtlich wurde diese Zeit gewählt, weil die Blumen der untersuchten Leinformen dann vollkommen geöffnet und die Blättchen weit ausgebreitet sind, während dieselben schon am Nachmittag zu welken anfangen und gegen den Abend herunterfallen. Nachdem die Blumenblätter getrocknet waren, wurden dieselben gemessen. Infolge des tüchtigen Pressens

beim Trocknen waren die Blumenblätter nicht merkbar geschrumpft oder nur so wenig, dass die Resultate der Untersuchung dadurch nicht beeinflusst wurden.

Weil die Blättchen derselben Blüte im allgemeinen nur einen äusserst geringen Unterschied in der Grösse zeigten, wurde meistens nur ein einziges Blatt pro Blume gemessen. Die Anzahl der Blumen an der Pflanze schwankte bedeutend bei den verschiedenen Pflanzen und in den verschiedenen Kulturen, einige Pflanzen trugen nur eine einzige Blüte, die meisten aber mehrere. Im letzten Falle bestimmte ich den Mittelwert der Blattlänge und der -breite von zwei, höchstens zehn Blumen derselben Pflanze.

Infolge der geringen Variabilität der Blumenblattgrösse waren die erhaltenen Werte hinreichend genau.

§ 1. Ägyptischer Lein × Linum angustifolium und die reziproke Kreuzung.

a. Die Länge des Blumenblattes.

In der unterstehenden Tabelle findet man die nötigen Angaben über die Variation der Länge der Blumenblätter bei diesen beiden Formen. Es wurden die Blumenblätter einer grossen Anzahl unter verschiedenen Bedingungen kultivierter Pflanzen gemessen; von jeder Pflanze ein einziges Blatt.

	Linum angustifolium	*Ägyptischer Lein*
Mediane	8.08 mm	16.20 mm
Minimum	7.40 „	13.80 „
Maximum	8.80 „	18.80 „
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.020	0.060

Aus diesen Zahlen und aus der Fig. 5, Taf. 4 geht hervor, dass die Blumenblätter des *ägyptischen Leins* durch-

schnittlich zweimal so lang sind als die des *L. angustifolium* und dass die Variation beider Formen nicht transgressiv ist.

Die Pflanzen der ersten Generation (4 + 5 Pflanzen) stimmten in der Länge ihrer Blumenblätter miteinander überein. Die Länge des Blumenblattes der Hybriden war in allen Fällen intermediär, im allgemeinen etwas mehr zum *L. angustifolium* hinneigend, die Mediane betrug 10,98 mm und die Variation war nicht transgressiv mit der der Eltern, wie aus der Fig. 5, Taf. 4 ersichtlich ist. Die Variabilität war sogar noch etwas geringer als bei *L. angustifolium*; $\frac{Q}{M}$ betrug 0,018.

In der zweiten Generation (101 und 102 Pflanzen) zeigten die verschiedenen Pflanzen erhebliche Unterschiede in der Grösse ihrer Blumen. Die grösste Anzahl der Pflanzen trug zwar Blumen, welche ungefähr die Mitte hielten zwischen denjenigen der Grosseltern, aber es gab auch Pflanzen mit kleineren und solche mit sehr kleinen für das Auge mit den Blumen des *L. angustifolium* übereinstimmenden, während andere Pflanzen sehr grosse Blumen hatten. Weder nach dem Augenmasse noch durch Messung der Blätter war es möglich die zweite Generation nach der Blumenblattlänge in Gruppen einzuteilen. Zwischen der Pflanze mit den kleinsten und derjenigen mit den grössten Blumen bildeten die anderen eine kontinuierliche Reihe, in welcher die mit dem Mittelcharakter die zahlreichsten waren. In Übereinstimmung hiermit gaben die gesamten Pflanzen der zweiten Generation für die Blumenblattlänge eine scheinbar mit der gewöhnlichen Variationskurve übereinstimmende Kurve. Indertat aber ist auch diese Kurve eine Komplexkurve, aus den Variationskurven aller Formen der zweiten Generation zusammengesetzt. Wie Fig. 5, Taf. 4 zeigt, ist dieselbe ein wenig transgressiv mit denjenigen der beiden P-Formen.

Dennoch lehrten die Messungen, dass unter allen F_2-Pflanzen keine einzige mit einem der reinen grosselterlichen Typen der Blume vorkam. Alle Pflanzen, welche eine Blume zeigten, deren Blätter innerhalb des Variationsgebietes des *L. angustifolium* fielen, trugen dazu Blumen mit Blättern länger als die extremste Variante von *L. angustifolium* und erwiesen dadurch ihre Hybridnatur. Das nämliche galt für die grössten in der zweiten Generation vorkommenden Blumen. Obgleich die Länge einiger Blumen mit einem beim *ägyptischen Lein* für die Blumenblattlänge vorkommenden Wert übereinstimmte, waren die betreffenden Pflanzen dennoch für dieses Merkmal hybrid, denn die Länge anderer Blümenblätter derselben Pflanzen lag ausserhalb des Variationsgebietes des *ägyptischen Leins*.

b Die breite des blumenblattes.

Das Verhalten der Breite des Blumenblattes bei der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein* stimmte vollkommen mit dem der Länge überein. Die folgenden Werte und die Fig. 6, Taf. 4 geben eine Übersicht der Verhältnisse.

	Linum angustifolium	*Ägyptischer Lein*
Mediane	4.45 mm	13.05 mm
Minimum	3.50 „	10.50 „
Maximum	6.20 „	16.40 „
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.062	0.061

Die erste Generation war intermediär, die Variabilität etwas geringer als die der Eltern: $\frac{Q}{M}$ war 0,048, und die Variation war nicht transgressiv mit denjenigen der Eltern, Taf. 4, Fig. 6, F_1. Die zweite Generation war nicht uniform,

Pflanzen mit sehr schmalen und solche mit sehr breiten Blumenblättern kamen vor, und dazwischen alle Übergänge. Die Pflanzen mit mittelbreiten Blumenblättern waren die zahlreichsten. Die Kurve der Blumenblattbreite für alle Pflanzen ist in Fig. 6, Taf. 4 mit F_2 angedeutet. Obgleich diese Kurve mit denjenigen der beiden P-Formen transgressiv ist, also Blumen vorkamen, welche in der Breite ihrer Blätter mit bei den Grosseltern vorkommenden Masse übereinstimmten, waren dennoch alle Pflanzen für dieses Merkmal hybrid, wie die Breite der Blätter der anderen an derselben Pflanzen vorkommenden Blumen erwies.

§ 2. Gewöhnlicher Lein × Linum angustifolium und die reziproke Kreuzung.

Die Blume des *gewöhnlichen Leins* ist durchschnittlich deutlich grösser als die des *L. angustifolium*, aber es kommen beim ersteren bisweilen so kleine Blumen vor, dass dieselben in ihrer Länge und Breite mit den grössten Blumen von *L. angustifolium* übereinstimmen. Dieses ist aus den folgenden Werten für die Blumenblattlänge und aus der Fig. 7, Taf. 5 ersichtlich.

	Linum angustifolium	*Gewöhnlicher Lein*
Mediane	8.08 mm	10.42 mm
Minimum	7.40 „	8.50 „
Maximum	8.80 „	11.50 „
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.020 „	0.049 „

Die verschiedenen Pflanzen der ersten Generation (21 + 33 Pflanzen) stimmten in der Länge ihrer Blumenblätter miteinander überein. Durchschnittlich war die Blumenblattlänge intermediär, die Variation dieses Merkmals der Hybriden war aber mit der der beiden Eltern

transgressiv, Taf. 5, Fig. 7, F_2. Die Variabilität der Hybriden stimmte mit der von *L. angustifolium* überein: $\frac{Q}{M}$ war 0.020.

In der zweiten Generation (102 + 120 Pflanzen) waren die Unterschiede zwischen den Blumen der verschiedenen Pflanzen viel grösser. Es kamen auch Blumen vor, welche mit den kleinsten Varianten des *L. angustifolium* oder mit den grösseren des *gewöhnlichen Leins* übereinstimmten; diejenigen mit intermediärer Blumenblattlänge waren aber am zahlreichsten. Auch bei dieser Kreuzung bildete die zweite Generation eine kontinuierliche Reihe, wie aus der Kurve der Blumenblattlänge für die gesamten Pflanzen hervorgeht, Taf. 5, Fig. 7, F_2.

Im Gegensatz zu der vorigen Kreuzung gab es hier Pflanzen, bei welchen die Blattlänge aller Blumen innerhalb des Variationsgebietes eines der beiden Eltern lag. Diese Pflanzen waren äusserlich für ihre Blumenblattlänge somit vollkommen rein. Weil aber die Anzahl der Blumen an den F_2-Pflanzen meistens nur gering war, war nicht mit vollkommener Sicherheit zu sagen, ob alle diese Pflanzen indertat auch innerlich mit einer der P-Formen übereinstimmten. Dadurch blieb es unentschieden in welcher Anzahl die grosselterlichen Formen in der zweiten Generation auftraten.

§ 3. Ägyptischer Lein × gewöhnlicher Lein und die reziproke Kreuzung.

a. Die Länge des Blumenblattes.

Die Variation der Blumenblattlänge dieser beiden Formen ist nicht transgressiv, wie aus den folgenden Werten und aus der Fig. 8, Taf. 5 hervorgeht.

	Gewöhnlicher Lein	*Ägyptischer Lein*
Mediane	10.42 mm	16.20 mm
Minimum	8.50 „	13.80 „
Maximum	11.50 „	18.80 „
Variabilitäts-koeffizient. $\frac{Q}{M}$	0.049	0.060

Die erste Generation (19 + 14 Pflanzen) zeigte einen auffallenden Unterschied in der Grösse der Blumen der verschiedenen Pflanzen, die Variabilität war grösser als die der Eltern: $\frac{Q}{M}$ betrug 0.068. Die Länge des Blumenblattes schwankte zwischen den extremsten kleinen Varianten des *gewöhnlichen Leins* und den mehr als mittelgrossen des *ägyptischen Leins*, die meisten Pflanzen aber trugen Blumen mit intermediärer Blattlänge und waren sichtbar hybrid. Taf. 5, Fig. 8, F_1 zeigt die Kurve für dieses Merkmal in der ersten Generation. Obgleich die Unterschiede zwischen den verschiedenen Pflanzen bedeutend waren, erwiesen dieselben sich als nicht erblich, ebensowenig wie die oben beschriebenen, in der ersten Generation auftretenden Unterschiede in der Samenlänge verschiedener Pflanzen derselben Kreuzung. Die Nachkommen von Pflanzen mit kleineren und von Pflanzen mit grösseren Blumen stimmten miteinander überein.

Die zweite Generation (45 + 75 Pflanzen) zeigte nur einen geringen Unterschied mit der ersten. Die kleinsten Blumen waren aber noch etwas kleiner als die kleinsten in F_1 vorkommenden. Zwischen die Blume mit den kürzesten Blättern und derjenigen mit den längsten gab es alle Übergänge. Die Pflanzen mit mittellangen Blumenblättern waren die zahlreichsten, die gesamte zweite Generation zeigte für die Blumenblattlänge eine mit einer Variationskurve übereinstimmende Kurve.

Von den in der zweiten Generation auftretenden Pflanzen, welche, was die Blumenblattlänge betraf, mit einem der Grosseltern übereinstimmten, war nicht mit Sicherheit zu sagen, ob dieselben indertat für dieses Merkmal rein waren, denn die Anzahl der Blüten an einer Pflanze war zu gering zur Zusammenstellung der Variationskurve. Nur die vollkommene Übereinstimmung der Kurve für eine einzelne F_2-Pflanze mit der Kurve für eine der P-Formen kann die Reinheit einer solchen Pflanze beweisen. In dieser Hinsicht lagen die Verhältnisse bei den Samen viel günstiger.

Wie im Kapitel I, § 3 mitgeteilt wurde, habe ich nur einen Teil der zweiten Generation weiter kultiviert, nämlich von 20 F_2-Pflanzen zusammen 400 Nachkommen.

Die Blumen dieser dritten Generation habe ich nicht genau studiert. Ich kann nur den allgemeinen Eindruck, meinen Beobachtungen auf dem Felde entlehnt und das Resultat einiger Messungen mitteilen. Einige F_2-Pflanzen gaben eine Nachkommenschaft mit sehr geringer Variabilität, viel geringer als die der zweiten Generation, alle diese Nachkommen waren intermediär, obgleich bei einigen Parzellen die Unterschiede der Blumen mit denjenigen des *ägyptischen Leins* sehr gering waren. Die Nachkommen anderer F_2-Pflanzen zeigten viel grössere Differenzen zwischen den Blumen der verschiedenen Pflanzen, ungefähr so gross wie in der zweiten Generation.

b. Die breite des blumenblattes.

Die Resultate bei der Kreuzung für die Breite des Blumenblattes erhalten, stimmten vollkommen mit denjenigen für die Länge überein. Die Variation der beiden P-Formen ist nicht transgressiv, die der ersten Generation mit der der

beiden P-Formen dagegen wohl, die der zweiten Generation ebenfalls und selbst etwas mehr.

Die folgenden Werte und die Fig. 9, Taf. 5 erläutern diese Angaben.

	Gewöhnlicher Lein		*Ägyptischer Lein*	
Mediane	6.87	mm	13.05	mm
Minimum	5.60	„	10.50	„
Maximum	8.30	„	16.40	„
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.073		0,061	

Der Variabilitätskoeffizient der Hybriden war 0.085 also grösser als die der Eltern.

§ 4. Ägyptischer Lein × Linum crepitans und die reziproke Kreuzung.

Bei der Kreuzung dieser beiden Formen habe ich nur die Breite des Blumenblattes untersucht. Die Variation dieses Merkmals der beiden P-Formen ist nicht transgressiv, wie aus der Fig. 10, Taf. 5 und die folgenden Zahlen hervorgeht.

	Linum crepitans		*Ägyptischer Lein*	
Mediane	4.97	mm	13.05	mm
Minimum	3.70	„	10.50	„
Maximum	6.20	„	16.40	„
Variabilitäts-koeffizient $\frac{Q}{M}$	0.079		0.061	

Die erste Generation (9 + 7 Pflanzen) war intermediär, etwas mehr zum *ägyptischen Lein* hinneigend und mit

der Variation desselben ein wenig transgressiv. Taf. 5, Fig. 10, F_1. Der Variabilitätskoeffizient betrug 0.058, war also etwas geringer als bei den Eltern.

In der zweiten Generation (73 + 66 Pflanzen) kamen auch Blumen vor, welche innerhalb des Variationsgebietes von *L. crepitans* lagen und die Transgression mit dem *ägyptischen Lein* war grösser als in der ersten Generation. Zusammen gaben die Pflanzen für die Blumenblattbreite eine Kurve, welche zeigte dass die zweite Generation im allgemeinen einen intermediären Charakter hatte, zwar mit einer Hinneigung zum *ägyptischen Lein,* Taf. 5, Fig. 10, F_2.

Die dritte Generation bestand aus den Nachkommen von 19 F_2-Pflanzen. Bei einigen der F_3-Parzellen war die Variabilität der Blumenblattbreite nicht grösser als die der P-Formen. Bei anderen Parzellen waren die Unterschiede zwischen den Blumen der verschiedenen Pflanzen ebenso gross oder fast ebenso gross wie bei der zweiten Generation. Für die Parzelle mit den durchschnittlich kleinsten und für die mit den grössten Blumen habe ich die Kurve der Blumenblattbreite bestimmt. Hieraus ergab sich, dass keine der beiden rein die P-Form war. Die Fig. 10, Taf. 5 zeigt, dass diese Kurven sich nicht mit denjenigen der P-Formen decken. Der Unterschied zwischen der Kurve für die F_3-Parzelle mit breiten Blumenblättern und der Kurve für den *ägyptischen Lein* ist sehr gering. Auf dem Felde wurde diese Parzelle in bezug auf die Grösse der Blumen als rein ägyptisch betrachtet; die statistische Untersuchung lehrte aber, dass dennoch ein Unterschied bestand, welcher, wenn auch gering, zu gross war um nur dem Einfluss äusserer Faktoren zugeschrieben werden zu können.

§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels.

Die Länge und die Breite des Blumenblattes verhielten sich bei allen Kreuzungen in der nämlichen Weise. Kurz zusammengefasst traten die folgenden Erscheinungen auf.

Die erste Generation zeigte einen intermediären Charakter und die Variation des Merkmals war mit der Variation der beiden Eltern oder mit denjenigen von einem derselben oder von keinem der beiden transgressiv, je nach der Grösse des Unterschiedes zwischen den P-Formen. Die Variabilität der Hybriden unterschied sich nicht in einer bestimmten Richtung von der der Eltern. In einigen Fällen war der Variabilitätskoeffizient der Hybriden ein wenig grösser, in anderen etwas geringer als der der Eltern, oder dem von einem der beiden Eltern gleich.

Die zweite Generation zeigte grössere Unterschiede in der Blumengrösse der verschiedenen Pflanzen. Die Transgression der Variation mit der der P-Formen oder die Annäherung an dieselben war eine grössere als in der ersten Generation. In einigen Fällen traten sehr wahrscheinlich die reinen P-Formen auf. Die zweite Generation bildete eine kontinuierliche Formenreihe, in welcher die Individuen mit dem Mitteltypus am zahlreichsten, die extremsten Formen in geringster Anzahl vorhanden waren. Eine relativ nur geringe Anzahl der F_2-Pflanzen lieferte eine Nachkommenschaft, deren Variabilität nicht grösser als die der P-Formen war, die meisten bildeten in der dritten Generation wieder eine kontinuierliche Formenreihe. Die extremeren Formen der zweiten Generation zeigten in ihren Nachkommen eine stärkere Annäherung an die P-Formen als die mittleren.

Wenn wir diese Erscheinungen mit denjenigen, welche

die Länge oder die Breite des Samens bei der Kreuzung zeigten, vergleichen, so ergibt sich eine grosse Übereinstimmung, ungeachtet der Tatsache, dass die zweite Generation, infolge der geringen Anzahl der Blumen an einer Pflanze, nicht genau analysiert werden konnte. Im allgemeinen verhielten die Länge oder die Breite des Blumenblattes und die Länge oder die Breite des Samens sich in der nämlichen Weise bei der Bastardierung. Nach den ausführlichen Betrachtungen am Ende des ersten Kapitels gegeben, kann ich über die Deutung der beobachteten Erscheinungen kurz sein. Auch hier werden wir zu der Annahme von mehreren, unabhängig voneinander mendelnden Einheiten geführt, welche den Unterschied in der Länge oder der Breite der Blumenblätter der gekreuzten Formen verursachen. Jede dieser Einheiten bedingt eine gewisse Zunahme der Länge oder der Breite des Blumenblattes und ich glaube auch hier aus meinen Beobachtungen schliessen zu können, dass die verschiedenen Einheiten quantitativ nicht sehr verschieden sind. Durch die verschiedene Kombination dieser Einheiten entsteht eine grössere Anzahl von Abstufungen und weil die Unterschiede zwischen den Abstufungen gering sind, verwischt die, sei es auch geringe fluktuierende Variabilität die Grenzen zwischen denselben und macht die gesamte zweite Generation den Eindruck einer einheitlichen Form mit schöner fluktuierender Variation. Die Kurve derselben ist aber keine Variationskurve, sondern eine aus vielen Variationskurven zusammengesetzte Komplexkurve.

Über die Anzahl der Einheiten, von welcher der Unterschied zwischen je zwei gekreuzten Formen bedingt wird, geben die Versuche keine volkommene Sicherheit.

Bei der nämlichen Anzahl der Versuchspflanzen war aber in diesem Falle die Annäherung an die P-Formen bei allen Kreuzungen eine stärkere als bei der Samenlänge und

dieses deutet darauf hin, dass der Unterschied in der Länge oder in der Breite des Blumenblattes bei verschiedenen Pflanzen von einer geringeren Anzahl von Einheiten bedingt wird als der in der Samenlänge zwischen denselben Pflanzen.

Bei der Kreuzung zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und *L. angustifolium*, bei welcher in der zweiten Generation auf 222 Individuen einige wenige reinen P-Pflanzen auftraten, ist es sehr wahrscheinlich, dass der Unterschied zwischen diesen beiden Formen 3 oder 4 Einheiten beträgt.

KAPITEL III.

Die Farbe der Blüte.

Bei den verschiedenen für die Untersuchung gebrauchten *Linum*spezies und -varietäten variiert die Farbe zwischen rein weiss und ziemlich dunkel violettblau. Vom *gewöhnlichen Lein* besteht, ausser der am meisten kultivierten blaublühenden Varietät, noch eine weissblühende. Erstere ist aber auch noch keine einheitliche Form. Schon bei oberflächlicher Betrachtung eines Flachsackers fällt es auf, dass die Farbe der Blüten bei den verschiedenen Pflanzen bedeutend variiert. Diese Unterschiede erwiesen sich teils als erblich, denn es gelang mir eine Form mit hellblauen und eine mit dunkelblauen Blüten, welche beide in bezug auf ihre Blütenfarbe vollkommen konstant waren, zu isolieren. Auch der *ägyptische Lein* ist ein Gemisch. Im allgemeinen stimmt die Blütenfarbe dieser Varietät mit der des *gewöhnlichen Leins* überein, aber es gibt auch Pflanzen mit hellblauen Blumen. Diese gaben, nach Selbstbefruchtung weiter kultiviert, konstante hellblaublühende Formen.

In den reinen Linien der verschiedenen Formen war die Blütenfarbe nur wenig variabel, dennoch waren Blumen mit etwas dunklerem oder hellerem Farbenton deutlich zu unterscheiden. Gegen das Ende der Blüteperiode waren die Blumen aber bedeutend heller gefärbt. Nur die weissblühende Form des *gewöhnlichen Leins* zeigte keine fluktuierende Variabilität der Blumenfarbe, alle Blumen waren rein weis.

Zur Bestimmung der Unterschiede in dem Farbenton

zwischen den gekreuzten Formen und den Nachkommen war keine der mir zur Verfügung stehenden Werke auf diesem Gebiete [1]) geeignet. In keiner derselben werden so geringe Unterschiede, als für meinen Zweck notwendig war, angegeben. Auch war die kolorimetrische Bestimmung der in den Blumenblättern vorhandenen Farbstoffmenge, wie von Correns [2]) an *Argemone* und anderen Bastarden gemacht wurde, unmöglich, weil die Bestimmung für einige hunderte Blumen gesondert geschehen musste. Deshalb habe ich die Intensität der Farbe nach dem Augenmasse geschätzt. Hierzu wurden die Blumenblätter etwa um zehn Uhr am Vormittag, als dieselben sich vollkommen entfaltet hatten, in Schachteln gesammelt und sogleich darauf auf weisses Papier gelegt und bei hellem, auffallendem Lichte miteinander und mit den Blumenblättern der P-Formen verglichen. Durch willkürlich bestimmte Ziffern z. B. 1 bis 10 wurde die Intensität der Farbe angedeutet. Die Wiederholung der Bestimmung durch die Vergleichung der Blumen derselben Pflanze mit denjenigen der P-Formen an verschiedenen Tagen zeigte, dass eine hinreichend genaue Schätzung in dieser Weise sehr wohl möglich war.

Über das Verhalten der Blütenfarbe des *gewöhnlichen Leins* bei der Kreuzung mit der weissblühenden Varietät hat de Vries [3]) Versuche angestellt. Es hat sich aus denselben ergeben, dass es sich hier um eine monohybride

1) Ch. Lacouture, Répertoire chromatique. 1890.

P. A. Saccardo, Chromotaxia seu nomenclator colorum. 1891.

Répertoire de couleurs publié par la Société française des Chrysanthémistes et René Oberthür. 1905.

2) C. Correns, Ueber die dominierenden Merkmale der Bastarde. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 21, 1903, S. 133.

3) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie. II, S. 169.

Mendelkreuzung handelt. Meine Beobachtungen bestätigten dieses Resultat. Zudem aber lehrten meine Versuche, dass die blaue Blütenfarbe nicht über die weisse dominiert, sondern, dass die Heterozygoten einen intermediären Charakter zeigen. Dieselben sind durch ihre hellere blaue Blütenfarbe leicht von den blauen Homozygoten zu unterscheiden. Die Spaltung findet also nach dem *Zea*-Typus von Correns, mit dem Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1, statt.

§ 1. Ägyptischer Lein × Linum angustifolium und die reziproke Kreuzung.

Die Blumen von *Linum angustifolium* sind sehr hellblau gefärbt, bedeutend heller als die oben genannten hellblauen Formen des *gewöhnlichen* und des *ägyptischen Leins*. Für die Kreuzung mit *L. angustifolium* wurde die am meisten vorkommende Form mit dunkelblauen Blumen gebraucht. Der Unterschied in der Blütenfarbe zwischen den Eltern war somit ein ansehnlicher.

Die Blumen der ersten Generation (5 + 4 Pflanzen) waren dunkler gefärbt als die des *L. angustifolium* und heller als die des *ägyptischen Leins*. Die verschiedenen Pflanzen derselben Kreuzung unter sich und auch die der reziproken Kreuzungen stimmten miteinander überein; im allgemeinen schwankte die Farbe der Blüten nur sehr wenig.

Ganz anders verhielt sich die zweite Generation (96 + 97 Pflanzen). Zur Zeit, dass die meisten Pflanzen blühten, war der Unterschied in der Blumenfarbe der verschiedenen Pflanzen sehr auffallend. Bereits auf dem Felde war es sichtbar, dass der Farbenton schwankte zwischen denjenigen der beiden Grosseltern. Um eine Übersicht des Verhaltens der Blütenfarbe in dieser Generation zu erhalten, verglich ich die Blumen jeder Pflanze mit der der Grosseltern und bestimmte nach dem Augenmasse den Grad

des Farbentones. Hierzu deutete ich die helle Farbe der Blume des *L. angustifolium* mit der Ziffer 1 und die dunkle Farbe der *ägyptischen Lein*blume mit 10 an, während die Ziffern 2 bis 9 die zwischen beiden liegenden Farbentöne angaben. Die Unterscheidung von 10 Graden in der Farbe war vollkommen willkürlich, im vorliegenden Fall erwies sich dieses Verfahren aber als zweckentsprechend.

Auf diese Weise wurden die Pflanzen in 10 Gruppen eingeteilt, in Wirklichkeit aber gab es zwischen allen aufeinanderfolgenden Farbentönen Übergange, so dass die gesamte zweite Generation für die Blütenfarbe eine kontinuierliche Reihe bildete. Ob bei der Bestimmung des Farbentons vielleicht einige solcher Übergange eine zu niedrige oder zu hohe Ziffer erhielten war für meinen Zweck ohne Bedeutung, es handelte sich nur darum einigermassen eine Einsicht in das Verhalten der Blütenfärbe bei der Kreuzung zu gewinnen.

Die reziproken Kreuzungen stimmten im Verhalten der Blütenfarbe miteinander überein; ich werde deshalb bei der Besprechung der erhaltenen Resultate die Pflanzen der beiden Kreuzungen zusammen behandeln. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht des Auftretens der verschiedenen Farbentöne bei den 193 untersuchten Pflanzen.

Farbenton	Anzahl der Pflanzen
1	1
2	5
3	11
4	26
5	35
6	41
7	39
8	27
9	5
10	3

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass in der zweiten Generation die grösste Anzahl der Individuen einen Farbenton zeigte, welcher etwa die Mitte hielt zwischen denjenigen der Grosseltern. Nach beiden Seiten zu nahm die Anzahl der Individuen ab, nur wenige besassen einen Farbenton, welcher sich stark demjenigen von einem der P-Formen näherte, und Individuen, welche mit diesen übereinstimmten, kamen nur in sehr geringer Anzahl vor. Weil es, wie gesagt, zwischen den verschiedenen Farbentönen Übergänge gab, machte die Blütenfarbe bei der gesamten zweite Generation den Eindruck eines fluktuierend variierenden Merkmals, dessen Variationsgebiet aber viel grösser war als die der Blütenfarbe der P-Formen.

Unter den 193 Individuen gab es eine, welche mit *L. angustifolium* und 3 welche mit dem *ägyptischen Lein* übereinstimmten. Die Übereinstimmung war eine so vollkommene, dass es sich hier ohne Zweifel um die reinen P-Formen handelte.

§ 2. Gewöhnlicher Lein × Linum angustifolium und die reziproke Kreuzung.

Die Erscheinungen, welche bei der Kreuzung zwischen dem blaublühenden *gewöhnlichen Lein* und *L. angustifolium* auftraten, stimmten vollkommen mit den für die vorigen Kreuzung beschriebenen überein.

Die erste Generation (21 + 33 Pflanzen) zeigte nur geringe Unterschiede in der Blütenfarbe der verschiedenen Pflanzen, dieselbe war intermediär, in der zweiten (91 + 105 Pflanzen) traten neben einer geringen Anzahl der P-Formen allerlei Zwischenstufen auf, von welchen die mittleren am zahlreichsten vergegenwärtigt waren. Obgleich auch hier keine scharf getrennten Gruppen vorkamen, wurden die Pflanzen nach dem Farbenton ihrer Blüten wieder in 10 Klassen

eingeteilt. Die Ziffer 1 deutete wieder den hellen Farbenton der Blume des *L. angustifolium* an und 10 den dunkleren der *gewöhnlichen Lein*blume. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der Verhältnisse.

Farbenton	Anzahl der Pflanzen
1	5
2	10
3	22
4	30
5	40
6	35
7	33
8	11
9	7
10	3

Unter den 196 Pflanzen gab es 5 Pflanzen, welche in ihrer Blütenfarbe vollkommen mit *L. angustifolium* und 3 welche mit dem *gewöhnlichen Lein* übereinstimmten, im ganzen also 8 reine P-Formen.

§ 3. Ägyptischer Lein × weissblühender gewöhnlicher Lein.

Die Kreuzung wurde im Jahre 1907 ausgeführt nur mit dem *ägyptischen Lein* als Mutter. Die 10 Pflanzen der ersten Generation zeigten bedeutend hellere Blüten als die des *ägyptischen Leins*, das Merkmal war in den Hybriden also intermediär ausgebildet. In der zweiten Generation hatten von den 14 Individuen 3 rein weisse und 8 hellblau gefärbte Blumen, während 3 Pflanzen Blüten hatten, welche mit den dunkel gefärbten des *ägyptischen Leins* übereinstimmten. Obgleich die Anzahl gering ist, glaube ich dennoch schliessen zu können, dass es sich hier um eine monohybride Mendel-

kreuzung mit dem Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1, nach dem *Zea*-Typus von Correns.

§ 4. Hellblaublühender × weissblühender gewöhnlicher Lein.

Die oben genannte, konstante hellblaublühende Form des *gewöhnlichen Leins* wurde im Jahre 1907 als Mutter mit der weissblühenden Varietät gekreuzt.

Die erste Generation, 36 Pflanzen, zeigte eine sehr geringe Variabilität der Blütenfarbe, dieselbe war intermediär, die Blüten noch heller blau gefärbt als die der Mutter.

Die zweite Generation umfasste 39 Individuen. Von diesen hatten 11 rein weisse Blumen, die übrigen gefärbte, entweder wie die Grossmutter oder wie die Hybriden der ersten Generation. In welchem Verhältnis diese beiden letzteren vorkamen, konnte ich nicht bestimmen, die Unterschiede waren zu gering um die Gruppen scharf trennen zu können; jedenfalls war es deutlich, dass die Anzahl der intermediären Individuen grösser war als die der rein grossmütterlichen. Aus diesen Beobachtungen glaube ich schliessen zu können, dass es sich auch hier um eine monohybride Mendelkreuzung handelt, mit intermediärer Ausbildung der Heterozygoten, also eine Kreuzung nach dem *Zea*-Typus von Correns mit dem Verhältnis 1 : 2 : 1.

§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels.

Wenn wir die vier Kreuzungen miteinander vergleichen, sehen wir, dass die bei denselben auftretenden Erscheinungen verschiedene sind. Bei der Kreuzung zwischen der weissblühenden Varietät des *gewöhnlichen Leins* und dem

ägyptischen Lein und bei der zwischen ersterer und der hellblaublühenden Form derselben ergab sich in der zweiten Generation das Zahlenverhältnis 1 : 2 : 1, ebenso wie bei der Kreuzung zwischen der weissblühenden Varietät und dem *gewöhnlichen Lein*. In allen diesen Fällen, in welchen die weissblühende Varietät eine der beiden gekreuzten Formen ist, handelt es sich also um eine monohybride Kreuzung mit intermediärer Ausbildung der Heterozygoten. Der Unterschied zwischen den gekreuzten Formen wird nur von einer einzigen Einheit bedingt.

Bei der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein* und zwischen ersterem und dem *gewöhnlichen Lein* traten in der zweiten Generation verwickeltere Verhältnisse auf. Vergleichen wir aber die hier auftretenden Erscheinungen mit denjenigen, welche bei den verschiedenen Kreuzungen für die Samenlänge oder für die Länge oder die Breite des Blumenblattes beobachtet wurden, so ergibt sich eine so grosse Übereinstimmung zwischen beiden, dass wir auch für die Blütenfarbe zu der Annahme von mehreren mendelnden Einheiten, welche den Unterschied zwischen den gekreuzten Formen bedingen, gezwungen werden. Alle Tatsachen können durch diese Annahme in einfacher Weise vollkommen erklärt werden. Ebenso wie bei den genannten, quantitativ genauer bestimmbaren Merkmalen verursacht auch bei der Blütenfarbe jede Einheit für sich eine gewisse Abstufung und durch die verschiedene Kombination der Einheiten entstehen die Zwischenstufen, deren Grenzen durch die, sei es auch nicht sehr bedeutende Variabilität, verwischt werden.

Über die Anzahl der Einheiten, welche den Unterschied zwischen den gekreuzten Formen bedingen, lehrten die Beobachtungen das Folgende. Bei der Kreuzung zwischen dem *ägyptischen Lein* und *L. angustifolium* traten auf 193 Individuen 4 mit einem der grosselterlichen Typen auf.

Dieses deutet darauf hin, dass der Unterschied in der Blütenfarbe zwischen beiden Formen wahrscheinlich von 3, vielleicht von 4 Einheiten bedingt wird. Bei der Kreuzung zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und *L. angustifolium* kamen auf 196 Individuen 8 reinen P-Formen vor. Hieraus ergibt sich, dass der Unterschied zwischen diesen beiden Formen wahrscheinlich 3 Einheiten beträgt.

Aus den bei den verschiedenen Kreuzungen beobachteten Verhältnissen folgt, dass die Differenzen in der Blütenfarbe nicht immer qualitativ sind, sondern sich auch als quantitative verhalten können. Der Unterschied zwischen diesen beiden Fällen ist aber kein fundamentaler und besteht nur darin, dass im letzten Fall die beiden gekreuzten Formen in mehr als einer einzigen Einheit voneinander abweichen. Bei denjenigen Kreuzungen, bei welchen der Unterschied zwischen den gekreuzten Formen von einer einzigen Einheit bedingt wird, handelt es sich bei den Nachkommen hauptsächlich um das Vorhandensein oder Fehlen der Blütenfarbe, also um eine Alternative. Der Unterschied ist hier mehr qualitativ. Dennoch ist die Intensität des Merkmals hier nicht ganz ohne Bedeutung, weil die Heterozygoten sich von den blaublühenden Homozygoten durch ihre hellere Farbe unterscheiden. Beträgt der Unterschied zwischen den gekreuzten Formen mehrere Einheiten, so tritt die Frage nach dem Grade der Blütenfärbe aber mehr in den Vordergrund. In der zweiten Generation entstehen dann mehrere Abstufungen und weil infolge der fluktuierenden Variabilität die Grenzen zwischen denselben verwischt werden, tritt eine kontinuierliche Formenreihe auf, in derselben Weise wie bei der Länge oder Breite des Samens und des Blumenblattes.

Im Gegensatz zu den bei der Länge und Breite des Samens und des Blumenblattes gemachten Beobachtungen geht ein grösserer Unterschied zwischen den gekreuzten

Formen bei der Blütenfarbe nicht immer mit einem grösseren Unterschied in der Anzahl der Einheiten Hand in Hand. Während der Unterschied zwischen dem blau- und dem weissblühenden *gewöhnlichen Lein* von einer einzigen Einheit bedingt wird, beträgt derjenige zwischen ersterem und dem hellblaublühenden *L. angustifolium* sehr wahrscheinlich 3 Einheiten. In welcher Weise diese drei Einheiten über diese beiden Formen verteilt sind, kann ich nicht sagen. Bei der Kreuzung zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und der weissblühenden Varietät verhält die Blütenfarbe des ersteren sich zwar wie eine einzige Einheit. Hieraus ist aber ohne weiteres nicht zu schliessen, dass es sich dabei indertat um eine weiter unteilbare Einheit handelt und nicht um ein nur bei dieser Kreuzung unzerlegt bleibendes Einheitenkomplex. Die Beobachtungen lehren nur, dass die Blütenfarbe sich bei der genannten Kreuzung wie ein Ganzes verhält. Es ist also ebensogut möglich, dass von den drei Einheiten eine dem *gewöhnlichen Lein* und zwei *L. angustifolium* angehören, als dass im letzteren eine und im *gewöhnlichen Lein* zwei Einheiten vorkommen. Die Verhältnisse können sogar noch anders liegen, denn es ist auch möglich, dass die in *L. angustifolium* für die Blütenfarbe vorhandene Einheit oder Einheiten ebenfalls im *gewöhnlichen Lein* vorkommen, welcher dazu dann noch drei Einheiten besitzt. In diesem Falle gehören alle den Unterschied bedingenden Einheiten einer einzigen Form an und die bei der Kreuzung in der zweiten Generation auftretenden extremsten Formen sind die P-Formen. In den beiden anderen Fällen aber sind die Einheiten, welche den Unterschied verursachen, über die beiden gekreuzten Formen verteilt. Bei der Kreuzung müssen dann Formen auftreten, welche die grosselterlichen Typen überschreiten; einerseits rein weisse,

andererseits solche, welche dunkler gefärbte Blumen als die des *gewöhnlichen Leins* haben.

Keine dieser beide Formen kamen in den Kulturen vor. Ob dieses dem geringen Umfang derselben zugeschrieben werden muss, oder der Tatsache, dass die in *L. angustifolium* vorhandene Einheit oder Einheiten auch im *gewöhnlichen Lein* vorkommen, muss einstweilen dahingestellt bleiben.

Auch bei der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein* gilt das nämliche für die Verhältnisse der Verteilung der Einheiten für die Blütenfarbe über die beiden Formen.

KAPITEL IV.

Das Aufspringen und Geschlossenbleiben der Frucht.

Während bei den wilden *Linum*-arten die Frucht bei der Reife aufspringt, bleibt dieselbe bei den kultivierten Formen geschlossen, nur *L. crepitans* verhält sich in dieser Hinsicht wie die wilden Spezies. Der Grad des Aufspringens ist innerhalb einer Form nur sehr wenig variabel, vollkommen reife und trockne Früchte zeigen nur geringe Unterschiede, zu gering um dieselben in einem bestimmten Mass ausdrücken zu können. Dagegen ist das Aufspringen in hohem Grade von der Reifheit und der Trockenheit der Frucht abhängig. Dies machte die Untersuchung etwas beschwerlich, weil es bei den Hybriden, besonders bei solchen, welche spät blühten, nicht immer mit Sicherheit zu sagen war, ob die Früchte indertat vollkommen reif waren. Bisweilen gelang es Früchte, welche auf dem Felde geschlossen blieben, durch Trocknen in einem Exsiccator über Schwefelsäure oder durch Erwärmung bis zu einer Temperatur von 20—30° C. zum Aufspringen zu bringen.

Ungeachtet dieser Schwierigkeit haben die Versuche dennoch einiges über das Verhalten dieses Merkmalspaares bei der Kreuzung gelehrt.

§ 1. Linum crepitans × ägyptischer Lein und die reziproke Kreuzung.

Der *ägyptische Lein* eignet sich besonders für die Kreuzung mit einer Form mit aufspringenden Früchten, weil die Kapseln desselben, sogar beim Trocknen über Schwefelsäure

oder beim Erwärmen vollkommen geschlossen bleiben, während die Früchte des *gewöhnlichen Leins* sich dann an der Spitze ein wenig öffnen. Die geringste Spur des Aufspringens der Frucht bei den Nachkommen einer Kreuzung zwischen dem *ägyptischen Lein* und einer Form mit aufspringenden Früchten beweist also die Anwesenheit von einer oder mehreren Eigenschaften der Form mit aufspringenden Früchten.

Die reziproken Kreuzungen zwischen den beiden Formen gaben die nämlichen Resultate, ich werde dieselben deshalb nicht gesondert besprechen.

Alle 16 Pflanzen der ersten Generation zeigten aufspringende Früchte. Bei der Vergleichung der Hybriden mit unter denselben Bedingungen kultivierten Pflanzen von *L. crepitans* ergab sich, dass die Früchte der ersteren weniger weit geöffnet waren.

Auch im Exsiccator über starker Schwefelsäure blieb dieser Unterschied bestehen. Die Hybriden waren also intermediär. Aus der Fig. 2, Taf. 3 ist dies ersichtlich. In den beiden unteren der vier horizontalen Reihen sind die Früchte der Hybriden zwischen denjenigen der Eltern, links die des Vaters, rechts die der Mutter dargestellt; in der obersten dieser beiden Reihen links der *ägyptische Lein* und rechts *L. crepitans*, in der unteren Reihe umgekehrt.

Unter sich stimmten die 16 Pflanzen im Grade des Aufspringens miteinander überein. In der zweiten Generation dagegen traten bedeutende Unterschiede zwischen den verschiedenen Pflanzen auf. Für die Untersuchung wurden die ältesten, vollkommen trocknen Früchte der verschiedenen Pflanzen miteinander verglichen. Es ergab sich, dass von den 139 Pflanzen 123 deutlich geöffnete Früchte besassen, 5 Pflanzen hatten vollkommen geschlossene Früchte, während bei 11 Pflanzen die Früchte zwar

geschlossen aber unreif oder wenig entwickelt waren. Bei den 123 Pflanzen waren die Früchte in sehr verschiedenem Grade aufgesprungen. Die bei weitem grösste Anzahl der Pflanzen hatte Früchte mit intermediärer Ausbildung des Merkmals, bei nur einigen wenigen waren die Früchte sehr weit aufgesprungen, augenscheinlich so weit wie bei *L. crepitans*. Ob die Übereinstimmung eine vollkommene war und die Pflanzen somit rein für dieses Merkmal, konnte ich nicht entscheiden.

Die 5 Pflanzen mit geschlossenen Früchten konnten nach dem oben Gesagten ohne weiteres auch nicht als reine Formen betrachtet werden. Denn es war möglich, dass infolge unvollkommener Reife ein sehr geringes Aufspringen zurückblieb. Nur die Weiterzucht dieser Pflanzen konnte dieses entscheiden. Wenn alle Nachkommen einer Pflanze ohne Ausnahme nur geschlossene Früchte hatten, so war bewiesen, dass die betreffende F_2-Pflanze indertat rein den Typus der geschlossenen Früchte besass.

Von den 5 Pflanzen wurden 3 weiter gezüchtet und von jeder 40 Nachkommen erhalten. Die Nachkommen von zwei Pflanzen zeigten bei fast allen Individuen geöffnete Früchte, diese F_2-Pflanzen waren somit hybrid; die Nachkommen der dritten dagegen hatten ohne Ausnahme vollkommen geschlossene Früchte. Die betreffende F_2-Pflanze war also ohne Zweifel rein die P-Form. Weil die beiden anderen Pflanzen nicht weiter kultiviert wurden, blieb es unentschieden, ob die Anzahl der bei den 139 Pflanzen vorkommenden reinen P-Formen 1, 2 oder sogar 3 betrug.

Auch wurden 5 von den 11 zweifelhaften Pflanzen in die dritte Generation verfolgt. Alle gaben fast ausschliesslich Nachkommen mit geöffneten Früchten, die betreffenden F_2-Pflanzen waren also hybrid.

Einige Hybriden der ersten Generation wurden wieder gekreuzt mit einem der beiden Eltern, und in beiden Fällen geschah die Kreuzung reziprok. Diese entgegengesetzten Kreuzungen gaben dieselben Resultate.

Von der Kreuzung der Hybriden mit *L. crepitans* wurden 6 Pflanzen erhalten. Alle 6 zeigten bedeutend weiter geöffnete Früchte als die mittleren Typen der durch Selbstbefruchtung erhaltenen zweiten Generation der Hybriden. Durch die wiederholte Kreuzung mit der Form mit aufspringenden Früchten wurde also die Fähigkeit zum Aufspringen gefördert. Dagegen nahm der Grad des Aufspringens im allgemeinen ab durch die Kreuzung der F_1-Hybriden mit dem *ägyptischen Lein*. Von den erhaltenen 29 abgeleiteten Hybriden hatten 15 geöffnete und 11 vollkommen geschlossene Früchte. Für 3 Pflanzen blieb es unentschieden, weil die Früchte unreif oder wenig entwickelt waren. Der Gehalt an Pflanzen mit geschlossenen Früchten war hier also viel grösser als in der zweiten Generation der Hybriden.

Von den 11 abgeleiteten Hybriden mit geschlossenen Früchten wurden 4 nach Selbstbefruchtung weiter kultiviert um zu entscheiden, ob dieselben indertat reine Formen waren. Zwei derselben gaben eine gemischte Nachkommenschaft, ein Teil derselben hatte geöffnete, ein Teil geschlossene Früchte. Die zwei anderen dagegen erwiesen sich als rein, denn alle Nachkommen hatten vollkommen geschlossene Früchte. Obgleich die Nachkommen der übrigen 7 abgeleiteten Hybriden nicht untersucht wurden und das Verhalten derselben also nicht bekannt war, so glaube ich dennoch schliessen zu dürfen, dass durch die wiederholte Kreuzung mit dem ägyptischen Lein das Auftreten der reinen Form mit geschlossenen Früchten gefördert wird. Bei der durch Selbstbefruchtung erhaltenen zweiten Generation der Hybriden war die Anzahl der reinen Pflanzen auf 139 Individuen sicher 1, höchstens 3,

bei den abgeleiteten Hybriden auf 29 Individuen sicher 2, höchstens 11.

§ 2. Linum crepitans × gewöhnlicher Lein und die reziproke Kreuzung.

Obgleich die vollkommen reife und trockne Frucht des *gewöhnlichen Leins* an der Spitze ein wenig aufspringt, ist der Unterschied mit dem Aufspringen der Früchte von *L. crepitans* so ansehnlich, dass ich dennoch diese beiden Formen miteinander gekreuzt habe.

Die Kreuzung geschah im Jahre 1907. Die erste Bastardgeneration bestand aus 22 Pflanzen der Kreuzung *L. crepitans* × *gewöhnlicher Lein* und 14 Pflanzen der umgekehrten Kreuzung. Beide Kreuzungen gaben dieselben Resultate. Diese erste Generation war intermediär, denn die Früchte waren weniger weit geöffnet als die des *L. crepitans*. Aus der Fig. 2, Taf. 3 ist dieses ersichtlich. In den zwei oberen, horizontalen Reihen sind die Früchte der Hybriden der reziproken Kreuzungen zwischen denjenigen der Eltern dargestellt. Vergleicht man in dieser Figur die Hybridfrüchte der beiden oberen Reihen mit denjenigen der beiden unteren, bei welcher der *ägyptische Lein* einer der Eltern war, so ergibt sich, dass erstere kleiner sind. Der Einfluss der Grösse der Frucht war also bei den Hybriden merkbar. Die zweite aus 180 Pflanzen bestehende Generation zeigte einen gemischten Charakter. 164 Pflanzen zeigten geöffnete Früchte, bei 16 waren dieselben geschlossen. Bei den ersteren war der Grad des Aufspringens ein sehr verschiedener, einige Pflanzen hatten Früchte, welche nur sehr wenig geöffnet waren, nicht mehr als bisweilen die Früchte des *gewöhnlichen Leins*. Für diese war nicht zu entscheiden, ob die Pflanzen rein oder hybrid waren. Unter den 16 Pflanzen mit geschlossenen Früchten gab

es vier, bei welchen die Früchte sichtbar unreif waren, diese blieben deshalb ausser Betrachtung. Drei der übrigen wurden weiter kultiviert, je in etwa 40 Individuen. Alle drei Pflanzen gaben hauptsächlich Nachkommen mit weit aufgesprungenen Früchten. Eine reine Form mit geschlossenbleibenden Früchten habe ich also nicht erhalten; möglich ist aber, dass von den anderen 9 F_2-Pflanzen mit geschlossenen Früchten eine oder mehrere indertat rein waren.

Die Wiederholung der Kreuzung der F_1-Hybriden mit einem der beiden Eltern gab dieselben Erscheinungen als im vorigen Fall. Durch die wiederholte Kreuzung mit dem *gewöhnlichen Lein* wurde im allgemeinen der Grad des Aufspringens der Früchte herabgesetzt und der Gehalt an Pflanzen mit geschlossenen Früchten gesteigert, während die wiederholte Kreuzung mit *L. crepitans* das Auftreten des *crepitans*-Merkmals förderte.

§ 3. Linum angustifolium × ägyptischer Lein und die reziproke Kreuzung.

Die Frucht des *L. angustifolium* springt bei der Reife so weit auf, dass die Samen leicht herausfallen. Bei der ersten Bastardgeneration (5 + 4 Pflanzen) waren die Früchte nicht so weit geöffnet, die Hybriden waren also intermediär.

Die zweite Generation (102 + 101 Pflanzen) zeigte alle möglichen Grade des Aufspringens bei den verschiedenen Pflanzen. Bei weitem die grösste Anzahl der Pflanzen zeigte intermediäre Ausbildung des Merkmals, etwas mehr zum *ägyptischen Lein* hinneigend, nur eine hatte so weit geöffnete Früchte wie *L. angustifolium* selbst. Zwei Pflanzen hatten vollkommen geschlossene Früchte. Weil ich aber die dritte Generation noch nicht gezüchtet habe, muss es unentschieden bleiben, ob diese zwei Pflanzen indertat reine Formen waren.

§ 4. Linum angustifolium × gewöhnlicher Lein und die reziproke Kreuzung.

Die Erscheinungen, welche bei diesen Kreuzungen auftraten, stimmten im allgemeinen mit den bei den Kreuzungen zwischen *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein* beobachteten überein. Auch hier war die erste Generation intermediär und traten in der zweiten verschiedene Grade des Aufspringens auf. Pflanzen mit vollkommen geschlossenen, reifen Früchten kamen nicht vor, dagegen mehrere, welche sich in dem Grad des Aufspringens der Früchte nicht von *L. angustifolium* unterschieden. Bei der Kreuzung mit dem *gewöhnlichen Lein* zeigte das Merkmal des Aufspringens im allgemeinen also einen etwas höheren Grad der Ausbildung als bei der Kreuzung mit dem *ägyptischen Lein*.

§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels.

Obgleich die Verhältnisse für die Untersuchung dieser Merkmale weniger günstig lagen als bei den oben beschriebenen, war es dennoch möglich einiges über das Verhalten derselben bei der Kreuzung zu erfahren. Im allgemeinen ergab sich das Folgende. Die erste Generation war intermediär. In der zweiten zeigten sich alle Übergänge zwischen vollkommen geschlossenen und weit geöffneten Früchten und daneben traten auch die P-Formen, aber in relativ sehr geringer Anzahl auf. Die wiederholte Kreuzung mit der Form mit aufspringenden Früchten förderte das Auftreten dieses Merkmals, durch die wiederholte Kreuzung mit der Form mit geschlossenen Früchten wurde der Grad des Aufspringens herabgesetzt und die relative Anzahl der Pflanzen mit geschlossenen Früchten nahm zu. Die Nachkommen der Kreuzungen, bei welchen der *gewöhnliche*

Lein, dessen Früchte ein wenig aufspringen können, einer der Eltern war, zeigten im allgemeinen einen stärkeren Grad des Aufspringens der Früchte als die der Kreuzungen mit dem *ägyptischen Lein,* dessen Früchte vollkommen geschlossen bleiben.

Vergleicht man diese Erscheinungen mit den bei den anderen Merkmalen beobachteten, so fällt die grosse Übereinstimmung auf. Nach den oben gegeben Betrachtungen liegt es auf der Hand anzunehmen, dass es sich auch hier bei den gekreuzten Formen um einen Unterschied von mehreren, unabhängig voneinander mendelnden Einheiten handelt, welche jede für sich eine gewisse Abstufung des Merkmals hervorrufen können. Auch die Erscheinungen, welche bei den abgeleiteten Hybriden auftreten, werden in dieser Weise vollkommen erklärt.

Das Vorkommen der P-Formen in der zweiten Generation, deutet im Zusammenhang mit der geringen Anzahl der Individuen darauf hin, dass die Anzahl der Einheiten, welche den Unterschied zwischen dem Aufspringen und Geschlossenbleiben der Frucht bedingt, jedenfalls eine geringe ist. Dieselbe beträgt wahrscheinlich 3 oder 4. Der Unterschied zwischen den Formen mit geöffneten Früchten und dem *gewöhnlichen Lein* wird sehr wahrscheinlich von einer geringeren Anzahl von Einheiten bedingt als der zwischen ersteren und dem *ägyptischen Lein.*

KAPITEL V.

Die Behaarung der Scheidewände der Frucht.

Bei *L. angustifolium* und bei den kultivierten *Lein*formen mit geschlossenbleibenden Früchten sind die Ränder der Scheidewände der Frucht behaart, bei *L. crepitans* dagegen sind dieselben kahl. Schon früher [1]) habe ich diese Erscheinung besprochen.

Der Grad der Behaarung ist aber bei den verschiedenen Formen ein sehr verschiedener. Der in hiesiger Gegend angebaute *Lein* zeigt eine sehr schwache, der *ägyptische Lein* dagegen eine sehr starke Behaarung der Scheidewände. Die fluktuierende Variabilität der Behaarung ist bei beiden eine äusserst geringe, dennoch sind sowohl beim *gewöhnlichen* als auch beim *ägyptischen Lein* sehr kleine Unterschiede im Grade der Behaarung sehr wohl sichtbar.

§ 1. Linum crepitans × ägyptischer Lein und die reziproke Kreuzung.

Die reziproken Kreuzungen dieser Formen gaben die nämlichen Resultate, ich werde die beiden deshalb zusammen besprechen.

Bei der ersten Generation (9 + 7 Pflanzen) zeigten alle Pflanzen behaarte Früchtscheidewände. Die Behaarung war eine sehr starke, nicht merkbar verschieden von der bei den ägyptischen Früchten vorkommenden. Das Merkmal der Behaarung dominierte also über das Fehlen der Haare.

Von den 368 Pflanzen der zweiten Generation hatten 275 behaarte und 93 unbehaarte Scheidewände der Fruchte, also fast genau im Verhältnis 3 : 1.

Von den F_2-Pflanzen mit unbehaarten Scheidewänden

1) **Der Flachsstengel, l. c.**

wurden 14 weiter kultiviert. Die Nachkommen, im ganzen 160 Pflanzen, hatten alle unbehaarte Scheidewände. Die betreffenden F_2-Pflanzen erwiesen sich dadurch als rein.

Auch wurden 12 F_2-Pflanzen mit behaarten Scheidewänden weiter gezüchtet, jede in 20—30 Individuen. Von diesen 12 Pflanzen hatten 4 nur Nachkommen mit behaarten Scheidewänden, die übrigen 8 gaben eine gemischte Nachkommenschaft und zeigten dadurch ihre hybride Natur. Bei diesen 12 F_2-Pflanzen mit dem dominierenden Merkmal kamen die hybriden und die reinen Individuen also im Verhältnis 2 : 1 vor. Die gemischte Nachkommenschaft der genannten 8 Individuen bestand aus 128 Pflanzen mit behaarten und 40 mit unbehaarten Scheidewänden, das ist ungefähr im Verhältnis 3 : 1.

Die wiederholte Kreuzung der F_1-Pflanzen mit dem *ägyptischen Lein* gab nur Nachkommen mit behaarten Scheidewänden, es sei, dass letzterer als Vater, 16 Individuen, oder als Mutter, 11 Individuen, bei der Kreuzung auftrat.

Aus der wiederholten Kreuzung der F_1-Hybride mit *L. crepitans* als Vater wurden 4 Pflanzen erhalten; zwei derselben hatten behaarte und zwei unbehaarte Scheidewände der Frucht.

Aus den beschriebenen Erscheinungen und aus den angeführten Zahlen geht ohne weiteres hervor, dass es sich hier um eine monohybride Mendelkreuzung handelt. Die Behaarung der Scheidewände bildet mit dem Fehlen der Haare ein einziges Merkmalspaar, der Unterschied zwischen beiden Formen beträgt nur eine einzige Einheit. Im Gegensatz zu den vorigen Merkmalen entstehen hier bei der Kreuzung keine Abstufungen, es handelt sich um eine Alternative, behaart und kahl sein der Scheidewände.

KAPITEL VI.

Allgemeine Schlussfolgerungen.

Aus den im Vorhergehenden beschriebenen Beobachtungen geht hervor, dass die bei der Kreuzung zwischen Varietäten und zwischen Spezies auftretenden Erscheinungen in den untersuchten Fällen dieselben sind. Und weiter lehren die Versuche, dass alle untersuchten Merkmale in ihrem Verhalten bei der Bastardierung miteinander übereinstimmen. Es sei, dass die Merkmale derartige sind, dass die beiden gekreuzten Formen in der Quantität voneinander abweichen, wie bei der Länge und Breite des Samens und der Länge und Breite des Blumenblattes der Fall ist, oder dass der Unterschied ein qualitativer ist, wie beim Vorhandensein und Fehlen der Haare an den Fruchtscheidewänden, oder dass die Merkmale gewissermassen einen Übergang zwischen diesen beiden Kategorien bilden, wie die Blütenfarbe, in allen Fällen folgen die Merkmale dem Mendelschen Spaltungsgesetz. Ein fundamentaler Unterschied im Verhalten bei der Kreuzung zwischen in Quantität und in Qualität voneinander abweichenden Merkmalen besteht also nicht. Ebensowenig gibt es andere Regeln für die Kreuzung von Merkmalen mit bedeutender fluktuierender Variabilität und für die von Merkmalen, deren fluktuierende Variabilität nur unbedeutend oder sogar null ist. Weiter kann unabhängig vom Charakter des Merkmals der Unterschied zwischen den gekreuzten Formen von einer oder von mehreren Elementareigenschaften oder Einheiten bedingt sein. Jede dieser

Einheiten bildet mit dem bei der Kreuzung gegenüber gestellten Fehlen derselben ein „Paar", das nach der Mendelschen Regel spaltet. Die bei der Kreuzung verschiedener Merkmale auftretenden verwickelten Erscheinungen werden dadurch verursacht, dass mehrere Einheiten zugleich beim Auftreten oder Veränderen des nämlichen Merkmals zusammenwirken, dass die Heterozygoten intermediär sind und dass die fluktuierende Variabilität eine mehr oder weniger bedeutende Rolle spielt. Nur für zwei der untersuchten Merkmale betrug der Unterschied zwischen den Eltern eine einzige Einheit, nämlich für die Behaarung der Scheidewände der Frucht und für die Blütenfarbe bei den Kreuzungen des *gewöhnlichen Leins,* der hellblaublühenden Varietät desselben und des *ägyptischen Leins* mit der weissblühenden Form des *gewöhnlichen Leins;* in allen anderen Fällen wurde der Unterschied von mehreren Einheiten bedingt. Jede dieser Einheiten für sich vergegenwärtigt eine gewisse Abstufung und durch die verschiedenen möglichen Kombinationen der Einheiten entstehen die bei der Kreuzung auftretenden verschiedene Gradationen des Merkmals. Auch beim Aufspringen und Geschlossenbleiben der Frucht, wo es sich scheinbar, ebenso wie beim Vorhandensein und Fehlen der Haare an den Scheidewänden, um eine Alternative handelt und der Unterschied als ein qualitativer betrachtet wird, treten infolge der Tatsache, dass dieser Unterschied von mehreren Einheiten bedingt wird, verschiedene Abstufungen auf.

Bei den fluktuierend variierenden Merkmalen, wie bei der Länge und Breite des Samens, der Länge und Breite des Blumenblattes, wie auch bei der Blütenfarbe, werden die Grenzen zwischen den aufeinanderfolgenden Abstufungen durch die fluktuierende Variabilität verwischt. Dadurch entsteht eine kontinuierliche Formenreihe und weil die Abstufungen nach der Art von Varianten um ein Mittel gruppiert sind,

macht die gesamte zweite Generation den Eindruck einer einheitlichen Form mit schöner fluktuierender Variabilität. Die scheinbar gewöhnliche Variationskurve dieser Generation ist indertat eine Komplexkurve, zusammengesetzt aus den Variationskurven der verschiedenen Abstufungen. Der intermediäre Charakter der zweiten Generation und das Fehlen der grosselterlichen Formen wird durch den geringen Umfang der Kulturen erklärt. Durch Selektion der extremeren Abstufungen der zweiten Generation wird eine stärkere Annäherung an die P-Formen, oder werden sogar die P-Formen selbst erhalten.

Die Anzahl der Einheiten, welche den Unterschied zwischen den gekreuzten Formen bedingt, ist für die verschiedenen Merkmalen und bei den verschiedenen Kreuzungen eine verschiedene. Im allgemeinen hat sich ergeben, dass der Unterschied in der Samenlänge zwischen zwei Formen durch eine grössere Anzahl von Einheiten verursacht wird als der Unterschied in der Länge oder der Breite des Blumenblattes zwischen den nämlichen Formen, während bei der Blütenfarbe und beim Aufspringen und Geschlossenbleiben der Frucht der Unterschied wahrscheinlich eine noch etwas geringere Anzahl beträgt.

Weiter wurde festgestellt dass für das nämliche Merkmal ein grösserer Unterschied zwischen zwei gekreuzten Formen wahrscheinlich durch eine grössere Anzahl von Einheiten verursacht wird, nicht aber durch grössere Einheiten, das heisst solche, welche eine grössere Zunahme bedingen. Bei der Blütenfarbe liegen die Verhältnisse aber anders. Während der Unterschied zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und *L. angustifolium* von mehreren Einheiten bedingt wird, beträgt der Unterschied zwischen ersterem und der weissblühenden Varietät desselben nur eine einzige Einheit, obgleich dieser Unterschied grösser ist.

Die Einheiten, welche zusammen den Unterschied in der

Quantität eines Merkmals hervorrufen, weichen nicht bedeutend voneinander ab, die von denselben verursachten Zunahmen des Merkmals sind ungefähr gleich gross.

Infolge des geringen Umfangs der Kulturen konnte die Anzahl der Einheiten, welche den Unterschied zwischen den gekreuzten Formen bedingen, nicht in allen Fällen mit Sicherheit bestimmt werden. Dennoch ergab sich folgendes. Für die Samenlänge beträgt die Anzahl für alle Fälle wenigstens 4, entschieden mehr bei *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein*, sehr wahrscheinlich nicht mehr als 5 bei *L. crepitans* und dem *ägyptischen Lein*. Bei der Länge oder der Breite des Blumenblattes wird der Unterschied zwischen *L. angustifolium* und dem *gewöhnlichen Lein* von wenigstens 3, höchstens 4 Einheiten bedingt; in den anderen Fällen von wenigstens 4; wahrscheinlich von einer nicht viel grösseren Anzahl bei dem *ägyptischen* und dem *gewöhnlichen Lein* und bei dem *ägyptischen Lein* und *L. crepitans;* entschieden von einer grösseren Anzahl bei *L. angustifolium* und dem *ägyptischen Lein*. Der Unterschied in der Blütenfarbe zwischen dem *ägyptischen Lein* und *L. angustifolium* wird wahrscheinlich von 3 Einheiten bedingt, derjenigen zwischen dem *gewöhnlichen Lein* und *L. angustifolium* fast ohne Zweifel von 3, während der *ägyptische Lein*, der *gewöhnliche Lein* und die hellblaublühende Varietät des letzteren eine Einheit mehr besitzten als die weissblühende Varietät. Der Unterschied zwischen der aufspringenden und der geschlossenbleibenden Frucht beträgt wahrscheinlich 3 oder 4 Einheiten und die Behaarung der Scheidewände der Frucht wird von einer einzigen Einheit hervorgerufen.

In allen Fällen ist die Anzahl der Einheiten, welche den Unterschied in den Merkmalen zweier gekreuzten Formen verursacht, relativ nur eine geringe; durch die verschiedene

Kombination dieser Einheiten entsteht aber eine grössere Anzahl von Abstufungen.

Für alle studierten Merkmale war die erste Hybridgeneration intermediär, nur die Behaarung der Scheidewände der Frucht dominierte über das Fehlen der Haare.

Die Bastardierung übte auf die Variabilität der Merkmale keinen Einfluss in einer bestimmten Richtung aus. In einigen Fällen war die Variabilität der Hybriden ein wenig grösser in anderen etwas geringer als die der Eltern; meistens aber war der Unterschied äusserst gering, nur bei einigen Kreuzungen etwas bedeutender.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Tafel III.

Fig. 1. Samen in ungefähr natürlicher Grösse.

Oben: Samen der beiden Eltern; links vom *ägyptischen Lein*, rechts von *Linum angustifolium*.

In der Mitte: Samen der F_1-Generation.

Unten: Samen von drei Pflanzen der F_2-Generation; von links nach rechts, diejenigen der Pflanzen mit den grössten, mit mittleren und mit den kleinsten Samen.

Fig. 2. In jeder horizontalen Reihe sind links und rechts die Früchte der Eltern, in der Mitte die der F_1-Hybride abgebildet.

1. Reihe,	links:	*gewöhnlicher Lein*	♂
	rechts:	*Linum crepitans*	♀
2. „	links:	*Linum crepitans*	♂
	rechts:	*gewöhnlicher Lein*	♀
3. „	links:	*ägyptischer Lein*	♂
	rechts:	*Linum crepitans*	♀
4. „	links:	*Linum crepitans*	♂
	rechts:	*ägyptischer Lein*	♀

Tafel IV und V.

Kurven der Samenlänge und der Länge und der Breite des Blumenblattes verschiedener *Linum*formen und deren Hybriden erster, zweiter und dritter Generation.

P: mit dicker, ununterbrochener Linie gezeichnete Kurve für das Merkmal der Eltern; F_1, F_2 und F_3: mit in verschie-

dener Weise unterbrochenen Linien gezeichnete Kurven für das Merkmal der gesamten ersten, gesamten zweiten und gesamten dritten Generation.

Die Kurven für einzelne Pflanzen der verschiedenen Generationen sind mit dünner, ununterbrochener Linie gezeichnet.

Die Figuren sind in etwas weniger als halber Grösse reproduziert. In den ursprünglichen Figuren beträgt jedes auf die Abszisse verzeichnete Intervall 1 cM und entspricht jeder mM der Ordinaten einem Wert von 1 %.

INHALTSÜBERSICHT.

Seite.

Einleitung 201

Kap. I. Die Länge des Samens 210

§ 1. *Ägyptischer Lein* × *Linum angustifolium* und die reziproke Kreuzung 212

§ 2. *Gewöhnlicher Lein* × *Linum angustifolium* und die reziproke Kreuzung 217

§ 3. *Ägyptischer Lein* × *gewöhnlicher Lein* und die reziproke Kreuzung 219

§ 4. *Ägyptischer Lein* × *Linum crepitans* und die reziproke Kreuzung 224

§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels und Betrachtungen über die Deutung der beobachteten Erscheinungen . . 227

Kap. II. Die Länge und Breite des Blumenblattes. 246

§ 1. *Ägyptischer Lein* × *Linum angustifolium* und die reziproke Kreuzung 247

a. Die Länge des Blumenblattes 247

b. Die Breite des Blumenblattes 249

§ 2. *Gewöhnlicher Lein* × *Linum angustifolium* und die reziproke Kreuzung 250

§ 3. *Ägyptischer Lein* × *gewöhnlicher Lein* und die reziproke Kreuzung 251

a. Die Länge des Blumenblattes 251

b. Die Breite des Blumenblattes 253

§ 4. *Ägyptischer Lein* × *Linum crepitans* und die reziproke Kreuzung 254

§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels 256

Seite.

Kap. III. Die Farbe der Blüte 259
§ 1. *Ägyptischer Lein* × *Linum angustifolium* und die reziproke Kreuzung 261
§ 2. *Gewöhnlicher Lein* × *Linum angustifolium* und die reziproke Kreuzung 263
§ 3. *Ägyptischer Lein* × weissblühender *gewöhnlicher Lein* 264
§ 4. Hellblaublühender × weissblühender *gewöhnlicher Lein* 265
§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels 265
Kap. IV. Das Aufspringen und Geschlossenbleiben der Frucht. 270
§ 1. *Linum crepitans* × *ägyptischer Lein* und die reziproke Kreuzung 270
§ 2. *Linum crepitans* × *gewöhnlicher Lein* und die reziproke Kreuzung 274
§ 3. *Linum angustifolium* × *ägyptischer Lein* und die reziproke Kreuzung 275
§ 4. *Linum angustifolium* × *gewöhnlicher Lein* und die reziproke Kreuzung 276
§ 5. Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Kapitels 276
Kap. V. Die Behaarung der Scheidewände der Frucht 278
§ 1. *Linum crepitans* × *ägyptischer Lein* und die reziproke Kreuzung 278
Kap. VI. Allgemeine Schlussfolgerungen 280
Erklärung der Abbildungen 285

Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze

von

TH. WEEVERS.

Obschon es an Mutmassungen nicht gefehlt hat, ist die Bedeutung des Kaliums für den Stoffwechsel der Pflanze leider noch wenig bekannt. Nun verfügen wir jedoch seit den Untersuchungen Macallums[1]) über ein sehr wertvolles Reagens, das sich trefflich zum mikrochemischen Nachweis des Kaliums im Gewebe eignet und es schien mir deshalb erwünscht mehr systematisch als dies von Macallum selbst getan worden ist, die Lokalisation des Kaliums damit zu erforschen.

Zunächst habe ich die Lokalisation in der Zelle, später die im Gewebe studiert und die Resultate dieser Untersuchungen mit den Ergebnissen der zahlreichen Aschenanalysen von früheren Autoren verglichen in der Hoffnung so eine Grundlage für die spätere Erforschung der physiologischen Bedeutung des Kaliums zu schaffen.

§ 1. Methodisches.

Im Jahre 1881 benutzte de Koninck[2]) zum ersten Mal eine Natriumnitritlösung, der er etwas Kobaltchlorid und

1) Macallum A. B. Journ. of physiology 1905 und Ergebnisse der Physiologie, herausgegeben von L. Asher und K. Spiro 1908.

2) De Koninck L. L. Zeitschr. f. anal. Chemie 1881.

Essigsäure zusetzte, zum Nachweis des Kaliums. Er behauptete, dass dieses Reagens empfindlicher als Platinchlorid sei, mit H_3N eine ähnliche Reaktion gebe und keine unlöslichen Verbindungen mit Mg, Ca, Ba, Sr und Fe bilde.

Mikrochemisch wurde das Reagens zuerst von Macallum angewandt und in folgender Weise hergestellt; 20 gr. Kobaltnitrit [1]) und 35 gr. Natriumnitrit werden in einem Gemisch von 10 cc. Eisessig und 65 cc. Wasser gelöst. Sobald die starke Stickstoffperoxydbildung aufhört, wird die Lösung auf 100 cc. verdünnt und einige Stunden stehen gelassen, damit eventuell vorhandenes Kalium (denn Natriumnitrit enthält oft Kaliumnitrit) sich abscheidet, nach Filtrieren ist dann das Reagens fertig. Die Bereitungsweise ist also eine Modifikation der Erdmannschen (Anorg. Chemie 1898).

Wird ein Tropfen der klaren Natriumkobaltnitritlösung mit dem einer Kaliumsalzlösung zusammengebracht, so bildet sich ein feines, chromatgelbes Krystallpulver des Kaliumdoppelsalzes, das an und für sich wenig typisch und zur Erkennung der Lokalisation im Gewebe völlig ungeeignet ist [2]). Nur in einzelnen Fällen z. B. bei *Spirogyra*

1) Macallum gibt an, dass es unwesentlich ist, ob das Kobaltnitrit mit wenig Kobaltnitrat gemischt ist, ich konnte kein Kobaltnitrit bekommen und benutzte ohne Nachteil Kobaltnitrat, ebenso wie N. Schoorl. Beiträge zur mikrochem. Analyse.

2) H. Gilbert Inaug. Diss. Tübingen 1898 wies nach, dass die gelbe Verbindung, die sich beim Zusammenbringen eines Kaliumsalzes mit der Lösung von Natriumkobaltnitrit bildet, ein wechselnde Zusammensetzung hat und stets natriumhaltig erhalten wird. Formel des Niederschlags $CO(NO_2)_6(Na_xK_y)_3 + xH_2O$. W. Autenrieth und R. Bernheim. Zeitschr. physiol. Chemie Bd. 37 haben eine Bestimmungsmethode des Kaliums im Harn ausgearbeitet, die sich vielleicht für pflanzenphysiologische Zwecke eignet.

kann man das Doppelsalz im Gewebe etwas schärfer unterscheiden; sonst benutzte Macallum die nachfolgende Methode. Der Niederschlag ist in Wasser von 10—20° C. ziemlich gut löslich, jedoch fast unlöslich in Wasser von 1—4° C. Der Übermass des Reagens kann also aus den Teilen ausgewaschen werden, wenn man diese einige Minuten in eiskaltes Wasser legt.

Bringt man das gut gewaschene Präparat mit einer Mischung von gleichen Teilen Ammoniumsulfid [1]) und Glycerin zusammen, so gibt das Doppelsalz die intensiv schwarze Kobaltsulfidreaktion, also überall wo im Gewebe die Kaliumsalze niedergeschlagen worden, wandelt sich das gelbe Kaliumkobaltnitrit in schwarzes Kobaltsulfid um, das sich von dem meistens hellbraunen Hintergrunde scharf hervorhebt. Nur in einzelnen Fällen z. B. bei *Cladophora* und einigen *Florideen* beobachtete ich, dass die Natriumkobaltnitritlösung schwer in die Zellen eindringt; in derartigen Fällen führte eine Erwärmung der Lösung auf 60—70° C. stets zum Ziel [2]).

Kreatin und Ammoniumsalze geben mit der Natriumkobaltnitritlösung eine, dem Kaliumdoppelsalz ähnliche Verbindung; eine Verwechslung des Kaliums mit ersterem Stoff ist im Pflanzengewebe nicht zu befürchten, das Vorkommen des letzteren wird in einzelnen Fällen erwähnt und in dieser Hinsicht haftet dem Reagens dasselbe Übel an, wie dem Platinchlorid, das ebenfalls mit Kalium- und Ammoniumsalzen Niederschläge gibt. Zwar kann man die Teile glühen und so die Ammoniumsalze entfernen, aber dabei wird das Gewebe völlig zerstört und von einer Lokalisation ist

---

1) Das $(H_4N)_2S$ wird hergestellt durch Einleiten von H_2S in Ammoniaklösung mit 0,96 spezifischem Gewicht.

2) Bei den Farnsporangien trifft dies zuweilen nicht zu, besonders bei denjenigen, die fast reif sind.

nicht mehr die Rede. Nun bietet das Verfahren Macallums den Vorzug, dass beim Auswaschen mit eiskaltem Wasser das Ammoniumdoppelsalz leichter entfernt wird als das Kaliumsalz.

Wenn man z. B. kaliumfreie Zellen, wie die von *Oscillaria* spec. tötet durch Erhitzen in einer schwachen Lösung von K Cl. und ebenfalls einige Zellfäden tötet in einer derartigen Lösung von $H_4N.Cl.$, so dringen die zwei Salze in die Zellen ein und man bekommt in beiden Zellen einen Niederschlag beziehungsweise des Kalium- und Ammoniumdoppelsalzes. Wäscht man beide einige Minuten in eiskaltem Wasser aus und reagiert mit den Gemisch von $(H_4N)_2S$ und Glycerin, so werden die Fäden aus der K Cl.-lösung schwarzbraun vom Kobaltniederschlag, die aus der $H_4N.Cl.$-lösung gelbbraun, weil das Ammoniumdoppelsalz schneller entfernt worden ist. Macallum behauptete, dass das letztere Salz ausserordentlich viel löslicher sei, aber dies scheint mir übertrieben. Wenn die Zellen viel Ammoniumsalze enthalten, sowie bei *Noctiluca miliaris* Sur., muss man in seiner Deutung der Niederschläge sehr vorsichtig sein.

Sicherheitshalber verfuhr ich dan zuweilen z. B. bei *Allium* und *Spirogyra* derart, dass ich von gleich grossen Portionen, die eine mit Wasser extrahierte und den Extrakt einengte bis auf einige c.c., die andere Portion glühte und die Asche in gleichviel Wasser löste. Beide Lösungen wurden filtriert und ein Tropfen des Filtrats mit Natriumkobaltnitrit versetzt. Gaben beide fast gleich starke Trübungen so war es deutlich, dass Ammoniumsalze völlig oder fast völlig abwesend waren und das war mit Ausnahme von Noctiluca stets der Fall.

Der wässerige Extrakt der Gewebe von *Allium* und der *Spirogyra*-Fäden gibt die Nesslersche Reaktion; ein Beweis für das Vorhandensein von H_3N ist dies jedoch

nicht, wie aus Folgendem hervorgeht. Wenn man den wässerigen Extrakt der Teile einengt und mit ausgeglühtem MgO versetzt, so entweicht sogar beim Erwärmen durchaus kein H_3N. [1])

Die Empfindlichkeit der Kaliumreaktion ist sehr gross; nimmt man von einer KCl-lösung, die 20 mg auf 100 cc enthält $\frac{1}{50}$ cc also 2 μg Kalium [2]), so gibt ein Tropfen des Reagens eine deutliche Trübung, die mit unbewaffnetem Auge zu sehen ist; unter dem Mikroskop kann man natürlich viel kleinere Quantitäten beobachten. Macallum fand, dass in 1 % NaCl-lösungen Kalium gefällt wird, wenn letzteres 1 auf 70000 in der Lösung vorhanden ist (1 mg auf 70 cc).

Beim Nachweis des Kobaltnitrits in mikroskopischen Präparaten ist die Empfindlichkeit noch grösser; wie klein muss z. B. die Kaliumquantität in einer 5 μ langen, und 2 μ breiten Conidienspore sein, und jede Spore gibt jedoch eine deutliche Kaliumreaktion.

Es leuchtet ein, dass die obengenannte Reaktion lediglich

---

1) Für *Noctiluca miliaris* war schon von Heinsius und Goedhart (Tijdschrift Ned. Dierk. Ver. 1892), die Anwesenheit von H_3N nachgewiesen, man konnte jedoch gegen ihre Versuche einwenden, dass H_3N ein sekundär gebildetes Zersetzungsprodukt sei. Herr F. Liebert war daher so freundlich auf meine Bitte die Tatsache in folgender Weise nachzuprüfen. Die *Noctiluca*-Zellen wurden gut ausgewaschen, mit Sand zerrieben, centrifugiert und die Flüssigkeit sofort filtriert. Das klare Filtrat gab eine starke Reaktion mit Nesslers Reagens und wenn ein Teil mit ausgeglühtem MgO versetzt und das bei 15° C. ausgetriebene Gas durch ein Tropfen HCl geleitet wurde, so war mit $PtCl_4$ eine deutliche mikrochemische Reaktion des Ammoniumplatinchlorids zu erhalten. Dass die Ammoniumverbindungen in den lebenden Zellen anwesend und nicht postmortal entstanden sind, geht also aus diesen Versuchen und aus der Reaktion mit Nesslers Reagens in den Zellen selbst mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor.

2) Ein Mikrogramm μg ist 0,001 mg.

für Kaliumionen gilt und nichts aussagt über die Anwesenheit des Kaliums in andrer Form, diese Einwendung ist jedoch nicht sehr wichtig, wie ich unten weiter dartun will. [1])

§ 2. Die Lokalisation des Kaliums in der Zelle.

Sehr geeignete Objekte zum Studium der Lokalisation in der Zelle sind Epidermis und Parenchym aus den Zwiebelschuppen van *Allium cepa* [2]) und *Hyacinthus*, weil die Zellen und besonders die Zellkerne so gross sind. Nach einer Behandlung wie oben beschrieben wurde, zeigen die Zellen, wenn sie vor der Hinzufügung von $(H_4N)_2S$ gut ausgewaschen sind, eine schwach gelbbraune Färbung, nur die Idioblasten von *Allium* sind dunkelschwarzbraun.

Im Protoplasma befinden zich zahlreiche, schwarze oft eckige Körner des Kobaltsulfids, im Kern jedoch niemals, obschon dieser stets etwas dunkler gefärbt ist. Das Fehlen der Körner im Kern ist sehr charakteristisch und gilt für alle von Macallum und von mir untersuchten Fällen.

Ich beobachtete es bei *Allium cepa* (vergleiche Figur 1 und 2), *Hyacinthus orientalis*, im Parenchym und in der Epidermis der Zwiebelschuppen. Ebenfalls war es ganz gut zu sehen bei Blattparenchym von *Tulipa*, Pollenkörnern und Pollenschläuchen von *Crocus vernus* und *Tulipa*, bei Wurzelhaaren von *Hydrocharis morsus ranae*, Stengelparenchym in *Solanum tuberosum*-Schösslingen, Carposporen von *Ceramium rubrum*, Tetrasporen von *Callithamnion corymbosum*, vegetativen Zellen von *Spirogyra* und *Nitella spec.*, bei *Bryopsis plumosa*, *Noctiluca miliaris*.

Macallum zeigte schon, dass die Abwesenheit der

1) Nach den bisherigen Erfahrungen würden Verbindungen, die das Kalium nicht als Ion enthalten, bei Anwesenheit von Wasser nicht bestehen können.

2) Die Asche der Zwiebel von *Allium Cepa* enthält 34 % K_2O.

Reaktion im Kern nicht davon herrührt, dass das Reagens nicht in den Kern eindringt, denn bei zu kurzem Auswaschen mit Wasser von 1—4° C., wird der Kerninhalt

Fig. 1. *Allium Cepa.* Epidermiszelle.

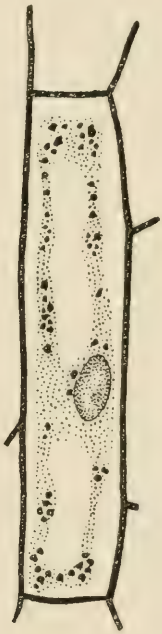


Fig. 2. *Allium Cepa.* Epidermiszelle nach Plasmolyse mit 10 % Saccharose.

ebenfalls dunkel. Er schliesst daraus [1]), dass Kaliumionen nicht im Kern anwesend sind, doch diese Schlussfolgerung scheint mir etwas verfrüht. Sowie es auch unten sich

1) Gestützt auf diese Tatsache sowie auf die angebliche Abwesenheit von andern anorganischen Salzen im Kern der tierischen und pflanzlichen Zellen baut Macallum eine sehr kühne Erblichkeitshypothese auf.

ergeben wird, glaubt dieser Autor sagen zu dürfen, dass Kalium lediglich dort anwesend ist, wo es mittelst des Reagens niedergeschlagen wird und das ist sehr die Frage.

Begegnen zwei Flüssigkeiten, die zusammen einen Niederschlag bilden einander, so wird der erste Niederschlag an der Berührungsfläche auftreten; dort wird die Lösung verdünnter und zur Herstellung des Gleichgewichts tritt eine Strömung nach der Berührungsfläche auf, dort häuft sich also der Niederschlag an.

Wenn an einer Stelle der Eintritt des Reagens in die Zelle erleichtert ist [1]), so kann hier das Kaliumdoppelsalz sich bilden und anhäufen, sogar wenn es vorher gleichmässig in der Zelle verbreitet war.

Fig. 3. *Hydrocharis Morsus ranae.* Wurzelhaar.

Das ist meiner Meinung nach eben die Erklärung der Tatsache, dass so oft obschon durchaus nicht immer bei Wurzelhaaren z. B. bei *Lepidium sativum* und *Hydrocharis Morsus ranae* [2]) (vergleiche Figur 3) an der Spitze die stärkste Kaliumreaktion auftritt. Besonders ist dies deutlich bei jungen, nicht ausgewachsenen Haaren, wo an der Spitze der Eintritt des Reagens vielleicht noch am leichtesten ist.

Plasmolysiert man die Wurzelhaare von *Hydrocharis* mit 10 % Rohrzuckerlösung, wobei das Protoplasma oft in mehrere Teilen gespalten wird und reagiert man dann auf

1) Herr Prof. H. P. Wijsman machte mich darauf aufmerksam, infolge seiner Beobachtungen, bei der Fällung des Nicotins in den Zellhaaren von *Nicotiana tabacum* mittelst Jodkalium. Die Fällung war an der basalen Seite, wo das Reagens eindringt am stärksten.

2) Das schwarze Körnchen im Kern ist der im Präparat braungefärbte Nucleolus.

Kalium, so ist die Reaktion in der oberen Hälfte der Haare durchaus nicht stärker als in der unteren Hälfte und es wäre doch sonderbar wenn bei der Plasmolyse sich die Lokalisation des Kaliums sofort änderte.

Macallum hatte eine derartige einseitige Lokalisation des Niederschlags schon beobachtet bei Stomazellen von *Tulipa*, bei der Sporenkeimung von *Equisetum arvense* und bei dem Wachstum der *Cladophora*-fäden [1]). Er schliesst daraus auf eine einseitige Lokalisation in der Zelle, eine Erklärung, die ich nicht beistimmen, wenigstens nicht als unumgänglich betrachten kann, wie aus obenstehendem hervorgeht. Die Krystallbildung ist überdies von zahlreichen, oft noch unbekannten Gesetzen abhängig, zuweilen kann irgend ein vielleicht für uns unsichtbarer Körper die Veranlassung zur lokalisierten Krystallbildung geben, einen Punkt, den ich unten noch weiter erwähnen will.

Kehren wir jedoch zur Betrachtung des Kernes zurück.

Weil also der Kern ringsum von Protoplasma umgeben ist, könnte der Niederschlag des Kaliumdoppelsalzes an der Peripherie der Zelle entstehen und alles eventuell anwesendes Kalium aus dem Kern hinweggeschafft werden, das Fehlen der Reaktion im Kern also ein sekundärer Zustand sein. Dagegen lässt sich einwenden, dass der Niederschlag durchaus nicht regelmässig an der Peripherie verteilt ist (vergl. Fig. 1) und wenn der Kern hart an der Zelloberfläche liegt, wie es bei *Noctiluca miliaris* fast immer der Fall ist, zeigt er doch nie die Kaliumreaktion.

Überdies wies Macallum nach, dass der Kopf der Spermatozoen, der als Kern ohne Cytoplasma betrachtet wird, gar kein Kalium enthält. Für Pflanzenzellen ist

---

1) Bei *Cladophora* sollten sich die Kaliumsalze an den Punkt sammeln, wo ein Ast entsteht und so lange kondensieren, wie dieser fortfährt zu wachsen.

derartiges nicht so leicht zu konstatieren, aber es gelang mir bei *Allium Cepa* einige Präparate zu bekommen, wo der Kern beim Schneiden aus den Zellen geraten und nicht mehr von Cytoplasma umgeben war.

Diese Kerne in welche das Reagens völlig gut eindringen konnte, zeigten jedoch keine Spur der Kaliumreaktion. Wir können also ruhig sagen, dass der Kern keine Kaliumionen enthält und dass daher die Diffusionsgesetze, die den Eintritt in den Kern beherrschen, völlig von denen des Protoplasmaschlauches verschieden sein müssen.

Das Cytoplasma der Pflanzenzellen enthält mit einigen Ausnahmen stets mehr oder wenig Kaliumsalze. Ich beobachtete die Abwesenheit nur bei den *Cyanophyceae* (*Oscillaria* spec.) und in den Pollenkörnern und Pollenschläuchen einiger *Monocotylae* z. B. *Crocus vernus* und *Tulipa;* ersteren Fall erwähnt auch Macallum.

Wo das Kalium im Cytoplasma vorkommt ist jedoch eine Frage, die von diesem Autor nicht berührt worden ist und die wir doch ins Auge fassen müssen. Die landläufige Vorstellung ist, dass die Kaliumsalze einen wichtigen Anteil haben an dem zu Stande kommen des Turgors, wir würden daher erwarten, bei unsren Reaktionen einen deutlichen Niederschlag des Kaliumdoppelsalzes in der Vakuole zu finden und das ist durchaus nicht der Fall. Ebensowenig bei den normalen Zellen von *Allium Cepa*, wie bei den mit 10 % Saccharose plasmolysierten (Vergl. die Figuren), wo die Vakuolen ganz gut zu sehen sind, finden wir den Niederschlag in der Vakuole, sondern stets im Cytoplasma, das die Vakuole umgibt.[1]) Die Ursache

1) Ein einziges Mal sah ich auch einen schwachen Niederschlag in der Vakuole, eine Tatsache, die unter speziellen Umständen ganz gut vorkommen kann.

dieses scheinbaren Widerspruchs ist nach meiner Ansicht, dieselbe, die oben schon erörtert worden. Das Reagens dringt von aussen in die Zellen ein und auf der Grenze von Vakuole und Cytoplasma erfolgt nicht nur der Niederschlag der Kaliumsalze aus der Peripherie der Vakuole sondern aller darin befindlichen Salze wie oben dargetan wurde; so wird eine ausschliessliche Anwesenheit des Kaliums im Protoplasma vorgetäuscht.

Sehr deutlich ist dies bei dem Blumenstiel des *Narcissus poeticus;* wenn dieser durchgeschnitten wird, quillt reichlich ein Saft hervor, der hauptsächlich aus den Vakuolen des Parenchyms herstammt, wie aus dem Schleim und den zahlreichen Raphiden hervorgeht, und der fast kein Plasma enthält. Dieser Saft zeigt eine intensive Kaliumreaktion; während man in den Durchschnitten des Stengelparenchyms starke Kaliumreaktion im Cytoplasma, keine in den Vakuolen findet.

Spirogyra bietet ebenfalls ein gutes Objekt zum Studium dieser Tatsache, weil hier die Bildung des Kaliumdoppelsalzes selbst zu beobachten ist. Legt man die Fäden in eine mehr verdünnte Lösung des Natriumkobaltnitrits, so erfolgt die Bildung des Kaliumdoppelsalzes langsamer und ist unter dem Mikroskope zu beobachten. Die Zellen werden zuerst schwach plasmolysiert; Kern, Vakuole und Cytoplasmafäden, die die Vakuole durchziehen treten deutlicher hervor. Nun folgt die Bildung des Doppelsalzes an der Aussenseite der Vakuole, gerade wo sich die Plasmafäden an das Chromatophor anlegen.[1]) Hier, wo das Reagens zuerst eindringt scheinen die Bedingungen zur

1) Fügt man nach dem Auswaschen Ammoniumsulfid und Glycerin zu, so liegen die schwarzen Körner erst hart am Chromatophor; später desorganisiert die Zelle und findet man sie regellos im Cytoplasma, mitten im zerstörten Chromatophor.

Krystallbildung am günstigsten zu sein und erfolgt sie, während sie sonst ausbleibt. Die Folgerung Macallums, dass nur hier das Kalium vorkommt, eine Tatsache, die er mit der Beteiligung des Kaliums an den synthetischen Prozessen des Chromatophors in Zusammenhang bringt, scheint mir unrichtig.

Die Salze der Vakuole werden also im Cytoplasma niedergeschlagen und es ist deshalb die Frage ob im Cytoplasma selbst Kaliumsalze vorkommen. Die Beantwortung dieser Frage ist nicht so ganz leicht, aber dass auch hier Kalium anwesend ist, scheint mir hervorzugehen aus der Betrachtung der Zellen von *Allium*, wo ich an ziemlich weit von der Vakuole entfernten, hart an der Peripherie der Zellen liegenden Stellen des Cytoplasma's die Bildung der Doppelsalze auftreten sah. Ebenfalls sah ich dies im Tentakel von *Noctiluca miliaris*, der aus zähem Plasma besteht; will man dagegen einwenden, dass auch hier ganz winzige Vakuolen vorkommen können, so muss die Sache unentschieden bleiben. Ebenfalls weist der hohe K-gehalt embryonaler Gewebe, die nur winzige Vakuolen und viel Plasma haben, auf die Anwesenheit im Cytoplasma hin.

Die grünen Chromatophoren enthalten keine Kaliumsalze, wenigstens konnte ich sie bei *Mnium hornum*, *Marchantia polymorpha*, *Nitella* und *Bryopsis plumosa* nicht beobachten. Eigentümlich is das Verhalten der beiden letzten Objekte; beide geben eine intensive Kaliumreaktion, die Zellen werden ganz schwarz. Presst man dann die Zellen zwischen zwei Gläsern, so tritt der Zellinhalt hervor, der nebst dem schwarzen Niederschlag, ganz grüne Chromatophoren und fast nicht gefärbte Kerne zeigt. Der Niederschlag war hier auf der Peripherie beschränkt, wofür das Obengesagte zutrifft.

Untersucht man die Aleuronkörner von *Ricinus communis*, so zeigen weder die Eiweisskristalle noch die Globoide

die Kaliumreaktion. Oft findet man jedoch neben dem Kristall ein winziges schwarzes Körnchen, das ist die Reaktion des Kaliumsalzes aus der Muttervakuole.

Verascht man den Milchsaft von *Ficus elastica*, so gibt die Asche eine deutlich obschon nicht intensive Kaliumreaktion, der Milchsaft ist ja auch als der Inhalt der grossen Vakuole zu betrachten.

Die Zellwände geben niemals weder die verholzten, noch die unverholzten, die Kaliumreaktion; wenigstens zeigen sie nie die schwarzen Körner des Kobaltsulfids, färben sich nur etwas dunkler.

Es bleibt uns noch übrig die Frage zu besprechen in welcher Form die Kaliumverbindungen in der Zelle vorkommen.

Sterben die Zellen von *Spirogyra* ab, so ist bald die Kaliumreaktion völlig verschwunden, die Verbindungen müssen also wasserlöslich sein.

Legt man die Fäden in 50 % Alkohol, so ist nach einigen Stunden keine Kaliumreaktion mehr zu erhalten, während doch die Form des Protoplasma's völlig dieselbe geblieben ist.

Verascht man einige mit Alkohol ausgezogene Fäden auf einem Glimmerblättchen, so ist durchaus keine Kaliumreaktion in der Asche zu bekommen, während bei einem derartigen Verfahren mit normalen Fäden der Umriss der Zellen gut zu sehen bleibt und die Kaliumreaktion ganz deutlich ist.

Ich erinnere dabei an die Empfindlichkeit der Methode, die es möglich macht mit so kleinen Quantitäten genau zu arbeiten. Wenn ich grössere Quantitäten benutzte, waren auch quantitative Bestimmungen möglich.

Von einer Kultur, die fast als Reinkultur von *Spirogyra* betrachtet werden konnte, wurde eine Portion wiederholt mit 50 % Alkohol ausgezogen, jedesmal wurde der Alkohol abfiltriert und neuer (200 cc) hinzugefügt. Nach zehnmal

Ausziehen wurden die Fäden bis auf 100° C. getrocknet und das Trockengewicht bestimmt, 2,500 Gr.

Die Asche dieser extrahierten Fäden war	86 mg	=	3,42 %
die wasserlösliche Asche	9 mg	=	0,36 %
Kalium berechnet als K_2O	± 0,75 mg[1])	=	0,3 ‰

Extrahieren derartiger Quantitäten mit Wasser gab ähnliche Resultate. Die Kaliumquantität die übrig bleibt ist verschwindend klein und weil das Extrahieren grösserer Mengen nicht so genau geschehen kann [2]), bestätigt die quantitative Untersuchung, dass das Kalium völlig oder fast völlig aus den Spirogyrafäden zu entfernen ist.

Bei anderen *Cryptogamen, Cladophora* spec. *Porphyra laciniata, Callithamnion corymbosum* und auch bei *Noctiluca miliaris* waren die Kaliumverbindungen ebenfalls leicht zu entfernen mit 50 % Alkohol und dasselbe trifft zu für die Pollenkörner z. B. von *Alnus glutinosa* und *Myrica Gale,*

Das Pollen von *Pinus sylvestris* wurde in derselben Weise behandelt, wie oben für *Spirogyra* beschrieben worden. Trockengewicht 0,970 Gr.

Asche der extrahierten Körner	4,8 m.G.	= 0,5 %	des Trockengewichtes
wasserlösliche Asche	0,7 „	= 0,7 ‰ „	„
K berechnet als K_2O	0,1 „	= 0,1 ‰ „	„

1) Zur Schätzung der winzigen Quantität verglich ich den mit Natriumkobaltnitrit enthaltenen Niederschlag mit der Fällung, die eine Kaliumsalzlösung bekannter Stärke mit Natriumkobaltnitrit gibt. Wurde z. B. die wasserlösliche Asche in 1 cc. gelöst, so war die Trübung in $^1/_{50}$ cc. schwächer als die eines Tropfens einer Lösung von 80 mg KCl auf 100 cc., stärker als die einer Lösung von 40 mg KCl auf 100 cc. Die Asche enthielt also auf KCl berechnet mehr als 0,4 mg., weniger als 0,8 mg., auf K_2O berechnet mehr als 0,5 mg., weniger als 1 mg.

2) Ich arbeitete mit gewöhnlichen Jena Glasgeräten, die nach Benecke stets Kaliumspuren abgeben.

Auf das Trockengewicht nicht extrahierter Körner berechnet, wäre der Gehalt also noch kleiner.

In nicht extrahierten Körnern ist der Kaligehalt hoch; v. Planta [1]) fand den Aschengehalt des Kiefernpollens 3,3 % und nach Famintzin und Przybytek [2]) enthält diese Asche ± 35 % K_2O als 1,1 % des Trockengewichts.

Mit Alkohol ist also mehr als 99 % des Total-Kaliums ausgezogen.

Praktisch kann man deshalb, bei diesem Objekte, nicht nur die Kaliumionen sondern alles Kalium extrahieren, denn beim Veraschen wird alles eventuell in anderer Bindung anwesendes Kalium in anorganische Salze übergeführt und ist mit unsrem Reagens nachweisbar.

Dieses Ergebnis steht einigermassen in Widerspruch mit den Befunden Berthelots [3]). Dieser Autor fand bei *Festuca* spec., Blättern und Holze von *Quercus*, dass nur ein Teil des Kaliums mit Wasser oder Salzlösungen ausgezogen werden kann. Zwar extrahierte ich am meisten mit 50 % Alkohol, weil die Objekte sonst zu schlaff werden und bei wiederholten Ausziehen desorganisieren, aber es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass das Kalium in solch einer Form anwesend sein würde, dass es nicht in Wasser, dagegen wohl in 50 % Alkohol löslich wäre; überdies zog ich die *Spirogyra*-fäden auch mit destilliertem Wasser aus. Vielmehr liegt meiner Meinung nach der Unterschied in der mikroskopischen Kleinheit meiner Objekte. Bei grösseren mehrzelligen Fäden der Rotalgen z. B. *Ceramium rubrum* und *Polysiphonia violacea* konnte ich das Kalium

---

1) v. Planta. Landw. Versuchsst. Bd. XXXII p. 1881.

2) S. Przybytek und Famintzin. Jour. Russ. phys. chem. Ges. 1885. Ber. Chem. Ges. Bd. XIX 1886.

3) Berthelot. Ann. d. Chimie et de Physique 8e Serie T. VIII 1906. Schroeder konnte ¾ des Gesammtkalis aus dem Fichtenholz durch Wasser ausziehen S. Czapek Biochemie. S. 764.

nur aus den jungen nicht aus den ältern Teilen extrahieren. Bei Blattstücken von *Tulipa* war es mir ebenfalls unmöglich, bei Schnitten dagegen ganz gut.

Pfeffer (Pflanzenphysiologie I S. 417) sagt: „In analoger Weise tritt auch Fe in organische Bindung und es ist nicht zu bezweifeln, dass gleiches für K und Mg zutrifft. Darauf deutet schon hin, dass beide Elemente in jugendlichen also protoplasmareichen Organen und ebenso in jedem isolirten Protoplasten relativ zahlreich vertreten sind. Zudem wird aus den abgetöteten Zellen nicht die ganze Menge des K. durch Wasser ausgezogen, obschon das K. mit den vorkommenden Säuren lösliche Salze bildet".

Obschon ich nun gegen die beiden ersten Sätze nichts einwenden will, so glaube ich dennoch, dass der letzte Satz für kleine Objekte, wie Pollenkörner nicht richtig ist, dass praktisch alles mit Wasser extrahiert werden kann. (S. auch unten für die Blätter.)

§ 3. Das Kalium bei den Thallophyten.

Bacteria.

Keine Versuche angestellt. Nach den Untersuchungen von Benecke[1]) sind zum Wachstum des *Bacillus fluorescens* und *pyocyaneus* kleine Kaliumquantitäten unbedingt notwendig. O. Loew[2]) behauptet die Vertretbarkeit von Kaliumsalzen durch Rubidiumsalze, wenigstens für einzelne Arten.

Cyanophyceae.

Untersucht eine *Oscillaria* species. Diese zeigte, wie schon oben gesagt wurde, keine K.reaktion. Die Bildung der schwarzen Kobaltsulfidkörnchen sah ich nie in den Zellen

---

1) W. Benecke. Bot. Zeitung. Abh. 1907. S. hier auch die Kritik der älteren Autoren.

2) O. Loew. Bot. Cent. Bd. LXXIV 1898.

selbst, obschon die Fäden sich etwas dunkel färbten; zwar fand ich zuweilen die schwarzen Körner an der Aussenseite der Zellwandung. Wiewohl also die quantitative Untersuchung keine genaue Resultate liefern kann wegen der Unmöglichkeit das Kalium aus der Hülle zu entfernen, bestimmte ich dennoch das anwesende Kalium in einer Kultur, die fast als Reinkultur betrachtet werden konnte. Die Fäden wurden einen Tag in Leitungswasser kultiviert, dann liess ich, wenn sie noch gut lebendig waren, das Wasser abtriefen und trocknete bei 100° C. Trockengewicht 250 mg, Asche 5 mg.

Kalium als K_2O berechnet $<$ 0,1 mg. (s. oben die Bestimmungsmethode), das Kalium rührt zum Teil noch vom Leitungswasser her, das nicht völlig entfernt werden konnte.

Der Kaliumgehalt ist also kleiner als 2,0 % der Asche und 0,4 ‰ des Trockengewichts, eine verschwindend kleine Quantität, die in den Scheiden und im Leitungswasser anwesend war. Dies stimmt mit einer vorläufigen Mitteilung Beneckes [1]), der konstatieren konnte, dass die *Cyanophyceae* sich in Na- wie in K-haltige Lösungen gleich gut entwickeln, und dem Anschein nach das Kalium entbehren können.

Macallum erwähnt ebenfalls die Abwesenheit des Kaliums.

Flagellata.

Untersucht: *Noctiluca miliaris* Sur. Dieser *Flagellat* bietet ein gutes Objekt zum Studium der Lokalisation in der Zelle, wie schon hervorgehoben wurde; man muss jedoch vorsichtig sein und besonders gut auswaschen denn die Zellen enthalten viel Ammoniumsalze.

---

1) W. Benecke. Bot. Zeit. Abh. 1898.

Myxomycetes.

Nicht untersucht. Reinke und Rodewald[1]) fanden K. in der Asche von *Fuligo*plasmodien.

Peridineae.

Nicht untersucht.

Conjugatae.

Untersucht mehrere *Spirogyra* spec. Intensive Kaliumreaktion (s. oben).

Diatomeae.

Untersucht *Licmophora*, *Gomphonema* und *Navicula* spec. Deutliche Reaktion.

Heterocontae.

Untersucht *Conferva* spec. Sehr intensive Reaktion.

Chlorophyceae.

Untersucht *Bryopsis plumosa* Kütz, *Cladophora* und *Vaucheria* spec. Sehr intensive Reaktion. Der Niederschlag befindet sich an der Peripherie, drinnen liegen die grünen Chromatophoren und ungefärbten Kerne (s. oben), die keine K-Reaktion zeigen.

Benecke[2]) kultivierte mehrere Arten, ebenfalls Molisch[3]), Bokorny[4]) und Klebs[5]).

Die Kulturen ergaben die Notwendigkeit des Kaliums, alle andere Alkalimetalle auch Rubidium konnten es nicht ersetzen.

Für den Kaliumgehalt der Grün- Rot- und Braunalgen vergleiche die Tabelle von Czapek. Biochemie der Pflanzen s. 818. Der Kaliumgehalt wechselt stark, sogar bei ver-

1) J. Reinke und Rodewald. Unters. bot. Laborat. Göttingen 1881.

2) W. Benecke. S. oben.

3) H. Molisch. Sitz. ber. Wien. Akad. 1876.

4) Th. Bokorny. Biol. Centr. 1892.

5) G. Klebs. Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Pilzen und Algen. 1890.

wandten Arten, die dem Anschein nach unter denselben Bedingungen sich entwickeln. [1])

CHARACEAE.

Untersucht *Nitella* spec., wobei das für *Bryopsis* und *Vaucheria* gesagte zutrifft; das heisst starke Kaliumreaktion an der Peripherie der Zellen. Der Aschegehalt von *Chara* ist ziemlich hoch, aber fast alles ist CaO (95 %); Kali nur 0,85 % der Reinasche.

PHAEOPHYCEAE.

Untersucht das vegetative Gewebe von *Fucus serratus* L. S. oben und *Laminaria digitata* Lamour. sowie die Zellfäden von *Pilayella littoralis* Kjellm. Überall intensive K-Reaktion, die bei ersterem und letzterem Objekte sowohl in den Zellen mit, wie in denen ohne Chromatophoren beobachtet wurde. Die untersuchten Objekte wurden wie stets bei den Meeresorganismen der Fall war, mit einer dem Meereswasser isotonischen, reinen NaCl-lösung abgewaschen bevor auf Kalium reagiert wurde.

Nach den Analysen von Wolff ändert sich der Kaliumgehalt der *Laminaria*stengel in den verschiedenen Jahreszeiten.

RHODOPHYCEAE.

Die untersuchten Objekte waren: vegetative Zellen und Carposporen von *Ceramium rubrum* Ag., veget. Zellen und Tetrasporen von *Callithamnion corymbosum* Ag., Fäden von *Polysiphonia violacea* Grev. und Thallus von *Porphyra laciniata* Ag., Stets intensive Kaliumreaktion.

---

1) Der so verschiedene K-gehalt von Meeresorganismen, die im selben Medium wachsen (z. B. nach den Untersuchungen von Goedechen Ann. d. Chem. und Pharmacie Bd. 54. *Fucus vesiculosus* 15,2 %, *F. nodosus* 10,1 %, *F. serratus* 4,5 %, *Laminaria digitata* 22,4 % der Asche) belegt die spezifischen Eigenschaften in dieser Hinsicht und lässt ein quantitatives Wahlvermögen erkennen.

PHYCOMYCETES.

Untersucht *Rhizopus nigricans* Ehrb. Intensive Reaktion in den verschiedenen Teilen des Myceliums. In den Sporangien ist die Reaktion besonders stark in der Zwischensubstanz, oft schwach oder fehlend in den Sporen.

Macallum wies eine starke Reaktion nach bei den parasitischen *Chytridiaceae*.

EUMYCETES.

Untersucht *Penicillium crustaceum* L. *Nectria cinnaberina* Tode, *Boletus edulis* Bull, *Polyporus fomentarius* L. und einige *Agaricinae* z. B. *Amanita muscaria* Fr., *Pholiota praecox* Pers.

Von ersterem Objekte untersuchte ich Mycelium und Conidien, von *Nectria* Conidienlager und Sporen, bei den *Hymenomycetes* Hut und Stiel. Überall deutliche K-Reaktion, wie schon oben gesagt sogar in jeder winzigen Conidienspore von *Nectria cinnaberina* (2 μ bei 5 μ).

Über den Kaliumgehalt der Pilze und die Unentbehrlichkeit des Kaliums liegen in der Literatur zahlreiche Angaben vor, von welchen ich die folgenden erwähnen will. In Mutterkornsklerotien fand Heinrich[1]) 1,2 % K_2O, (auf Trockengewicht berechnet) in Sporen von *Aspergillus Oryzae* fand Aso[2]) 2,3 % K_2O, in *Boletus* spec. fand Sokoloff[3]) 4—5 % K_2O. Oft war der Kaliumgehalt 45—60 % der Gesammtasche (z. B. bei *Boletus*) also sehr hoch und Fritsch[4]) konstatierte, dass der Kaliumgehalt der Fruchtkörper von *Cantharellus cibarius* sich beim Reifen, obschon nur unbedeutend änderte. Hefepilze besitzen einen Kaligehalt von 1—2 % des Trockengewichts.

Über die Frage, ob das Kalium bei den Pilzen notwen-

1) R. Heinrich. Jahresber. Agrik. Chemie. 1894.
2) K. Aso. Bull. Coll. Agric. Tokyo. 1900.
3) N. Sokoloff. Just. bot. Jahresber. 1873.
4) R. Fritsch. Arch. Pharm. 1904.

dig oder vertretbar sei, ist manches geschrieben worden. Molisch[1]) und Bokorny[2]) äusserten sich dahin, dass Kaliumsalze nicht ersetzt werden könnten, doch Winogradsky[3]) und Benecke[4]) behaupten, dass unter allen möglichen Kautelen *Mycoderma vini* und *Aspergillus* gedeihen, wenn das Kalium durch Rubidium ersetzt worden ist. Das Wachstum in Rubidium-kulturen war nicht schwach, aber die schwarzen Conidien wurden nicht gebildet und Oxalsäure häufte sich an, beides Beweise der abnormalen Bedingungen; überdies wuchs die Schädlichkeit des Rubidiums schnell mit steigender Konzentration.[5]) Andere Leichtmetalle wie Na., Lithium können das Kalium nicht ersetzen und Spuren Kalium[6]) geben schon Veranlassung zur Entwicklung der Pilze, daher die Schwierigkeit der Untersuchungen auf diesem Gebiete.

Lichenes.

Untersucht *Evernia prunastri* Ach. und *Ramalina calicaris* Hffm. Intensive Reaktion in Hyphen und Gonidien.

Arten die aus *Cyanophyceae* und Fadenpilzen zusammengesetzt sind habe ich nicht untersucht.

Zusammenfassend können wir also sagen, dass mit Ausnahme der *Cyanophyceae* alle untersuchten *Thallophyta* die Kaliumreaktion zeigen und zwar in allen Teilen.

Die Saprophyten und Parasiten enthalten die Kaliumsalze ebenso gut wie die Autotrophen; zu einer speziellen Beteiligung des Kaliums an den Prozessen der Kohlenstoffassimilation liefert die Lokalisation durchaus keine Veranlassung.

---

1) H. Molisch. Sitz. ber. Wien. Akad. 1894.

2) Th. Bokorny. Pflüg. Arch. 1903, Cent. Bakt. 1903.

3) Winogradsky. Arb. St. Petersburg. Naturf. Ges. 1884.

4) W. Benecke. Jahr. f. Wiss. Bot. 1895.

5) *Caesium* hat einen ähnlichen Effekt wie *Rubidium*, jedoch weniger günstig.

Archegoniata.

Diese bieten wenig Interessantes; die Gefässe habe ich hier nicht studiert.

Untersucht: *Marchantia polymorpha* L. Thallus und Rhizoiden deutliche Reaktion.

Sphagnum cymbifolium Ehrh. Durch die grossen Wasserzellen ist die Untersuchung schwierig, die chlorophyllhaltigen Zellen enthalten jedoch K.Salze.

Mnium hornum L., starke K. Reaktion in den Blättern.

Selaginella spec. Wurzeln und Blättern intensive Reaktion.

Adiantum Capillus Veneris L. intensive Reaktion in den Blättern.

Pteris serrulata L. intensive Reaktion im Prothallium, in Blättern und Sporangien. Die Sporangienwand lässt, besonders wenn die Sporen fast reif sind, das Reagens schwer eindringen, sodass die Reaktion in den Sporen versagen kann. Dasselbe beobachtete ich bei den Sporangien von *Osmunda regalis* L.

§ 4. Das Kalium bei den Phanerogamen.

Die Resultate der überwältigenden Menge Aschenanalysen von phanerogamen Pflanzen und ihren Teilen sind nicht leicht in kurzen Worten zusammenzufassen und sie werden überdies von Czapek in seiner Biochemie der Pflanzen [1]) trefflich referiert und kritisch beleuchtet. Ich will deshalb hier nur die Tatsachen nennen, die sich mehr speziell auf unsren Gegenstand beziehen. Im allgemeinen kann man sagen, dass das Kalium am reichlichsten in den jungen, embryonalen, protoplasmareichen Geweben auftritt; in den Vegetationspunkten erhielt ich stets eine intensive

1) Besonders ist aus der Literatur hervorzuheben Wolff Aschenanalysen. Für die weitere Literatur vergleiche Czapek Biochemie der Pflanzen.

mikrochemische Reaktion. Weiter ist das Parenchym die Stelle, wo wir es am meisten finden, es sei denn, dass dies in Blättern, Samen, Wurzeln oder Stengeln liegt. Sind die Teile überdies nicht die Zielpunkte eines starken Transpirationsstromes, so tritt die Speicherung von indifferenten Mineralstoffen wenig auf, tritt dagegen wie Czapek sagt, die Anpassung des quantitativen und qualitativen Mineralstoffgehaltes an die Bedürfnisse des embryonalen Wachstums in der Regel sehr ungetrübt zu Tage.

Dies ist der Fall in den Samen und deshalb finden wir in den geschälten (die Tegumente besitzen oft hohen Ca- und Si-gehalt) Samen, zwar einen kleinen Aschengehalt (2—4 %, Minimum eine Abessinische Reissorte mit 0,21 %) aber der Kaliumgehalt ist sowie der Mg- und P-gehalt relativ hoch, oft 40 bis 60 % der Gesammtasche.

Natürlich wechselt der Gehalt stark mit der Spezies und ebenfalls einigermassen mit den Bedingungen, worunter das Exemplar erwachsen ist, denn Kalidüngung steigert den Gehalt um einige Prozente. Beziehungen zwischen der Art der im Endosperm gespeicherten Reservestoffe und der Quantität des vorhandenen Kaliums ergeben sich nach Czapek nicht.

Zuweilen enthält der Embryo einen viel höheren Aschegehalt als das Nährgewebe, z. B. im Maiskeim ± 10 %, im Stärke-Endosperm ± 0,4 %, in der Kleberschicht ± 1,3 % [1]; welche Elemente so stark im Keim anwesend sind, ist nicht bekannt.

Der Kaliumgehalt erreicht z. B. bei *Avena* sein relatives Maximum schon in früheren Reifungsstadien der Samen und nimmt später ab, im Gegensatz zum Mg- und besonders zum Phosphorgehalt; eine Tatsache, die sowie das

1) Hopkins, Smith und East. Journ. Amer. Chem. Soc. 1903.

oben gesagte hinweist auf die Bedeutung des Kaliums für den embryonalen Stoffwechsel.

Zur selben Schlussfolgerung kommen wir, wenn wir die Prozesse der Samenkeimung ins Auge fassen.

Czapek hat, gestützt auf die Untersuchungen Schröders[1]) berechnet, wie schnell die verschiedenen Aschenbestandteile aus den Kotylen von *Phaseolus* in den Keimling wandern und es zeigte sich, dass die Wanderungsschnelligkeit des Kaliums, die der andern Elemente übertrifft.

Die unterirdischen Speicherorgane, die den Samen gewissermassen physiologisch gleichwertig sind, haben ebenfalls einen hohen Kaligehalt, oft 50—70 % (Maximum die Zuckerrübe mit 78,4 %) der Asche, der beim Auslaufen weitgehend entführt wird; für *Bambusa* wurde dies von Shibata[2]) festgestellt.

So beobachtete ich eine intensive Kaliumreaktion in den Schösslingen der austreibenden Kartoffeln. Besonders stark war die Reaktion im Vegetationspunkte, in den Anlagen junger Seitenwurzeln an den Knoten, in den Zellschichten innerhalb der Stärkescheide, speziell im Phloem. Im Xylem war die Reaktion schwach, vielleicht wandern also die Kaliumsalze hier durch die Siebröhren, sowie man in Bezug auf die Untersuchungen von Shibata vielleicht auch für Mg- und P-verbindungen annehmen darf.

In Übereinstimmung mit Obengesagtem erhielt ich im Parenchym und ebenfalls in der Epidermis fast überall eine intensive Reaktion z. B. in den Wurzeln von *Hydrocharis* und *Lemna*, in den Blättern von *Tulipa*, *Lepidium sativum* L., *Potamogeton lucens* L., in den Blumenblättern von *Anemone nemorosa* L. und *Arabis alpina* L. und in den Samen (Endosperm von *Triticum* und *Ricinus*, Cotylen von *Lupinus* spec. und *Cucurbita pepo* L.).

1) Schröder. Landw. Versuchsstat. Bd. X.
2) K. Shibata. Journ. Coll. Scienc. Phys. 1900.

Czapek sagt, dass das Kalium in den Samen durchgängig erst nach Veraschen der Gewebe durch die bekannten Ionenreagentien nachweisbar ist, und schliesst daraus, dass das Kalium hier in komplexen Verbindungen vorliegt. Für unser Reagens trifft dies nicht zu, mit Natriumkobaltnitrit und Ammoniumsulfid erhält man eine intensive Kaliumreaktion, obschon es meiner Meinung nach ein Reagens auf Kaliumionen ist.

Beim Extrahieren der wasserfreien, gepulverten Samen und Blätter von *Aesculus hippocastanum* L. mit Aether erhielt ich im Extrakt nur Spuren Kaliumsalze, auf K_2O berechnet auf 7,500 gr. Blätter 0,5 mg., auf 20 gr. geschälte Samen 0,4 mg.

Mittelst Methylalkoholextraktion im Soxhlettapparat entzieht man diesen Teilen vieles, obschon durchaus nicht alles wasserlösliches Kalium.

Blätter.

Die Blätter enthalten, obschon die Quantität weitgehende, auch individuelle Schwankungen unterliegt, im allgemeinen viel Kaliumsalze; zwar am meisten in der Jugend, aber auch später nimmt die Quantität absolut zu, wiewohl relativ ab (auf Trockengewicht und auf Gesammtasche berechnet) durch stärkere Zunahme der organischen Bestandteile und Anhäufung andrer Metalle wie Ca. Durch diese Tatsache ist wiederum die Bedeutung des Kaliums für den embryonalen Stoffwechsel zu Tage getreten, wird jedoch die Funktion des Kaliums in den erwachsenen Blättern keineswegs erklärt.

Einige Versuche ergaben, dass reichliche Kalidüngung den Kaliumgehalt der Blätter erhöhen kann, interessanter sind jedoch die Befunde von Church [1]), der den K.gehalt in albinotischen und grünen Blättern verglich.

1) A. H. Church. Journ. Chem. Soc. 1886.

	Auf Trockengew. berechnet.		Auf Frischgew. berechnet.	
Quercus rubra.	K.gehalt.	Aschegehalt.	K.gehalt.	Aschegehalt.
Albinot. Blätter .	4,1 %	9,7 %	1,1 %	2,7 %
Grüne „	1,1 %	3,8 %	0,5 %	1,6 %

In den albinotischen Teilen fand er also den Kaliumgehalt ± 3 × so stark, während der Calciumgehalt viel kleiner war. Ich verglich das Kalium in den grünen und gelben Blattpartien von *Acer Negundo* L. Von beiden wurde ein gleich grosses Frischgewicht (6 gr.) getrocknet, verascht und in der Asche das Kalium bestimmt.

	Auf Trockengew. berechnet.		Auf Frischgew. berechnet.	
Acer Negundo.	K.gehalt.	Aschegehalt.	K.gehalt.	Aschegehalt.
Albinotische Teile .	5,2 %	11,3 %	1 %	2,2 %
Grüne „ .	2,3 %	7,5 %	0,8 %	2,9 %

Hier war also der Aschegehalt in den grünen Teilen (auf Frischgewicht berechnet) grösser, die totale Kaliumquantität in den albinotischen Teilen übertraf jedoch die in den grünen Blattpartien. Ähnliche Resultate erhielt Church bei *Ilex aquifolium, Hedera Helix* und ebenfalls *Acer Negundo* wie ich später bemerkte. [1])

1) Church. Journ. Chem. Soc. 1879.

Eine Deutung dieser Befunde zu geben, wäre meines Erachtens verfrüht, zu Gunsten einer Beteiligung des Kaliums an den Prozessen des Kohlenstoffassimilation sprechen sie dem Anschein nach nicht.

Man würde denken können, dass die starke Ansammlung in den albinotischen Teilen die Folge eines stärkeren Transpirationsstroms sei, aber dies trifft nicht zu. Nach den Untersuchungen von v. Tieghem [1]), Henslow [2]) und Kohl [3]) und in Übereinstimmung mit den Befunden Wiesners [4]) ist die Transpiration in albinotischen Teilen kleiner als in grünen Blattpartien, wie ich auch für *Acer Negundo* durch vergleichende Versuche mit abgeschnittenen Zweigen bestätigen konnte. Besonders im Sonnenlicht war die Transpiration der grünen Teile stärker, der Unterschied war jedoch durchaus nicht so gross wie van Tieghem angibt für andere Objekte (hier war sie auf gleich grosses Blattgewicht der frischen Blatter berechnet bei den grünen Teilen zwei bis dreimal so gross).

Die Parasiten, sowohl die grünen (*Viscum album*), wie die fast chlorophyllfreie *Cuscuta*, weisen hohen Kaligehalt auf, z. B. fand Knop bei *Cuscuta europaea* 75 % der Gesammtasche und auf Trockengewicht berechnet 4,8 %. Church l. c. verglich den Kalium- und Calciumgehalt von *Cuscuta epithymum* und seiner Wirtspflanze *Trifolium pratense*, und fand in letzterer eine Gesammtasche von 1,31 %; bei *Cuscuta* von 1,16 % (auf Frischgewicht). Die Asche enthielt bei *Trifolium* 26,4 % K_2O und 38,4 % CaO, bei *Cuscuta* 48,6 % K_2O und 3,5 % CaO, also viel mehr Kali viel weniger Kalk.

---

1) v. Tieghem. Transpiration und Chlorovaporisation. Bull. Soc. de Fr. 1886.
2) Henslow. Journ. of Linn. Soc. Bot. 1885 u. 1886.
3) F. G. Kohl. Die Transpiration. 1886.
4) Vergleich A. Bürgerstein. Materialien zu einer Monographie der Transpiration. Verh. d. zool. bot. Ges. Wien. 1887 u. 1889.

Die Mistel hat ebenfalls eine kaliumreichere Asche als ihr Substrat, aber eine Vergleichung der krautartigen Mistel mit dem Holze ihres Wirtes trifft nicht so gut zu.[1]) Untersuchungen von Saprophyten lagen noch nicht vor.

Ich beobachtete eine sehr intensive K-reaktion im Stengelparenchym und in den Schuppen von *Monotropa hypopitys* L.

Der Kaligehalt der beschuppten Stengel war zur Zeit der Fruchtreife auf Trockengewicht berechnet 5,6 %, der Totalaschegehalt 7,9 %, mehr als 70 % der Asche bestand also aus Kalium (auf K_2O berechnet).

Der Kaligehalt übertrifft also noch den von *Cuscuta* und gleicht den der albinotischen Teile von *Acer Negundo* L. Nach den Untersuchungen von Weber[2]), Godlewski[3]) Palladin[4]) und André[5]) enthalten etiolierte Keimpflanzen im allgemeinen weniger Asche, nur bei Kulturen in einer Temperatur von 30° C. erhielt André für die etiolierten Keimlinge höhere Werte. Stets fand man einen kleinen Kalkgehalt, für Kali sind die Ergebnisse nicht übereinstimmend, André fand bei Mais und Lupine relativ (in Bezug auf die Gesammtasche und in Bezug auf das Trockengewicht) weniger, Palladin und Weber bei *Vicia Faba* etwas mehr Kali in den etiolierten Keimlingen.

Über die Frage, ob das Kalium vor dem Absterben aus den Blättern auswandre sind die Meinungen geteilt, so fanden Schulze[6]) bei *Acer Negundo*, André[7]) bei *Pa-*

1) H. Grandeau und A. Bouton. C. R. Ac. d. Sc. 1877.
Councler. Bot. Centr. 1889.
Tubeuf. Bot. Centr. 1890.
2) R. Weber. Landw. Versuchsst. 1875.
3) Godlewski. Bot. Zeitung. 1879.
4) Palladin. Ber. d. bot. Ges. 1892.
5) G. André. C. R. Ac. d. Sc. 1900.
6) B. Schulze und J. Schütz. Landw. Versuchsst. 1909.
7) G. André. C. R. Ac. d. Sc. 1910.

paver, Lupinus albus, Faba vulgaris, Mesembryanthemum keine Auswanderung. (Vergleiche dazu auch Wehmer.[1])

Dagegen fanden Seissl[2]) für *Polygonum sacchalinense*, Fruhwirth und Zielstorff[3]) für *Humulus lupulus*, Deleano[4]) bei mehreren Objekten eine tatsächliche Rückwanderung, die sie als einen wichtigen physiologischen Prozess betrachten.

Dem Anschein nach zeigen also die verschiedenen Objekte ein abweichendes Verhalten.

Sowie bei den Samen von *Aesculus* bestimmte ich auch in den gepulverten, bei 100° C. getrockneten Blättern, das im Aetherrest und im Wasserextrakt befindliche Kalium und fand in ersterem nur sehr wenig 0,06 ‰, im Wasserextrakt dagegen sehr viel. Sogar gelang es mir durch Extraktion mittelst Methyl-alkohol und Wasser aus den fein zerteilten Blättern von *Aesculus* und *Tropaeolum majus* mehr als 99 % des Totalkaliums zu entfernen.

Die Kaliumverbindungen sind hier sowie bei *Spirogyra* wasserlöslich und ich kann den Betrachtungen von Pfeffer und Berthelot (s. oben) in dieser Hinsicht nicht beistimmen.

Gefässe, Holz und Rinde.

Es ist nicht leicht den Kaliumgehalt der Gefässbündel mit dem Natriumkobaltnitrit zu prüfen, weil beim Schneiden immer Parenchymzellen, die viel Kalium enthalten, angeschnitten werden. Querschnitte sind nicht zu verwenden, denn beim Auswaschen mit reinem Wasser vor der Prüfung werden die Kaliumverbindungen aus den Gefässen ebenfalls entfernt; die Untersuchung von Längsschnitten führt besser zum Ziel, aber auch dann ist Vorsicht geboten.

---

1) Wehmer. Ber. bot. Ges. 1892.
2) Seissl. Mitt. d. agrik. Vers. d. k. böhm. landw. Akad. Tetschen-Liebwerd.
3) Fruhwirth und Zielstorff. Landw. Versuchsst. 1901.
4) N. F. Deleano. Etude sur le rôle et la function des sels minéraux dans la vie de la plante. Univ. de Genève. Inst. de bot. 1908.

Bei der Untersuchung von *Zea Mays* und *Cucurbita Pepo* zeigte es sich, dass die Reaktion im Vasalteil, in Tracheen, Tracheiden und Scheide schwach ist oder fehlt, dagegen deutlich ist im Siebteil und zwar am stärksten in Geleitzellen und Cribralparenchym. Die Kaliumsalze im Transpirationsstrom sind also sehr verdünnt, sodass der Nachweis im Gewebe oft Schwierigkeiten liefert.

Für die Erforschung sekundärer Gewebe benutzte ich *Cytisus Laburnum*, *Tilia parvifolia*, *Fagus silvatica*, *Betula alba* und *Quercus Robur*. Die Resultate können in folgenden Worten zusammengefasst werden: die Reaktion ist, wie auch zu erwarten war, am stärksten in den lebenden, schwach oder fehlend in den toten Elementen. Also stets stark in den Markstrahlen, im nicht verholzten Rindenparenchym und im Cambium, zuweilen intensiv im Marke, dagegen schwach oder fehlend in den Tracheiden und Gefässen. Die Prüfung des Holzparenchyms von *Quercus* war schwierig durchzuführen; ich legte Holzstückchen einige Monate im Reagens und schnitt sie dann. Nach dem Auswaschen und Behandeln mit $(H_4N)_2S$ war der schwarze Niederschlag in den Parenchymzellen nachzuweisen.

Überblicken wir jetzt die Resultate der zahlreichen Aschenanalysen von Holz und Rinde, so werden diese Ergebnisse sich vielfach klären.

Der Aschengehalt des Holzes ist im allgemeinen nicht sehr hoch (1—4 %, Minimum 0,2 % *Quercus*), das Splintholz ist meistens aschereicher als das Kernholz. Der Kaligehalt weicht bei den verschiedenen Spezies stark auseinander, ist jedoch bei der Mehrzahl wieder im Splint höher als im Kernholz. *Olea europaea* macht eine Ausnahme, für *Fagus silvatica* ist der Gehalt nach einigen Angaben gleich, nach Daube [1]) im Splint grösser, bei der Rotbuche nach Weber [2]) kleiner.

1) W. Daube. Förstl. Blätter. 1883.
2) R. Weber. Bot. Centr.bl. 1887.

Der Kalireichtum des Splintholzes wird durch die grössere Menge lebender Elemente leicht erklärt, dass die Buche eine Ausnahme macht, kann vielleicht eine Folge der breiten Markstrahlen sein.

Der Gesammtaschegehalt und ebenfalls der relative Kaliumgehalt der Asche nehmen im allgemeinen beim Austreiben im Frühjahr ab, und erreichen im Sommer ihr Minimum [1]). Bei *Aesculus* sinkt der relative Kaligehalt von 64 % bis 20 %, bei *Juglans regia* von 43 % bis 15 %. Eiche und Buche machen wiederum eine Ausnahme, dort findet man nur kleine Schwankungen. André [2]) konstatierte bei *Aesculus*, dass der Kaligehalt des Holzes nach der Abnahme im Vorsommer vom August bis zum November langsam ansteigt. Nach meiner Meinung sind also die Markstrahlen auch in Bezug auf die Salze, speziell die Kaliumsalze, als Reservestoffbehälter zu betrachten, die beim Austreiben der Knospen entleert werden um später aufs Neue durch den Transpirationsstrom gefüllt zu werden; das zeigen auch die Beobachtungen von Hornberger [3]) über den Blutungssaft von *Betula alba*.

Die Rinde zeigt einen ausserordentlich wechselnden Gehalt der Asche und speziell des Kalis bei den verschiedenen Spezies (z. B. *Salix*-arten 4—5 % Kali, *Betula alba* ± 0,05 % Kali auf Trockengewicht berechnet), eine Tatsache, die in erster Linie auf spezielle Eigentümlichkeiten beruht, wobei jedoch auch die Anzahl der lebenden Elemente in der Rinde eine Rolle spielen mag. Jüngere Rinden sind wieder kalireicher obschon einzelne Ausnahmen vorzukommen scheinen; in der Regel nimmt ja auch beim Ältern die Borke mit ihren toten Elementen zu.

---

1) Vergleiche dazu J. Schroeder. Tharander forst. Jahrb. 1874.
2) G. André. C. R. Ac. de Sc. 1903.
3) R. Hornberger. Biederm. Centr. Agrik. Chemie. 1887.

Beim Austreiben scheinen die K-salze, besonders die der jungen Rinde gleichfalls benutzt zu werden, bei *Aesculus* sinkt der relative Gehalt vom Mai bis zum August von 61 % bis 24 %, bei *Juglans regia* von 46 % bis 12 %. Der Gehalt auf Trockengewicht berechnet, sinkt bei *Aesculus* während dieser Zeit von 5,3 % bis 1,6 %; bei *Juglans* von 4 % bis 0,7 %; dagegen steigt der Kalkgehalt bei *Aesculus* von 0,8 % bis 4,0 %, bei *Juglans* von 1,6 % bis 4,5 %. [1]) Dies sind doch bedeutungsvolle Gegensätze, die auf die so verschiedene Bedeutung beider Elemente hinweisen.

Generationsorgane.

Zum Schluss müssen wir noch die Geschlechtsorgane, in Bezug auf ihren Kaliumgehalt prüfen.

In Übereinstimmung mit den übrigen Befunden ist auch in diesen Teilen das Kalium reichlich vorhanden. In der Narbe und im Griffel (*Crocus vernus*), in den Fruchtknoten und Ovula (*Monotropa hypopitys*, *Narcissus poeticus*) konstatierte ich eine intensive Kaliumreaktion. Die Integumente färben sich so schwarz, dass ich das Verhalten im Embryosack nicht genau erfahren konnte; der Inhalt war nicht gut zu beobachten.

Die Pollenkörner (*Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*, *Myrica gale*, *Narcissus poeticus*, *Helianthus annuus*) haben, wie schon hervorgehoben, einen grossen Kaliumgehalt; die Zusammensetzung der Asche des Kiefernpollens (s. oben) ist gerade wie die eines Speicherorganes, das heisst kalireich (35 % K_2O, 30 % P_2O_5, 0,9 % CaO).

Eigentümlich war es jedoch, dass ich bei *Tulipa* und *Crocus* oft beobachtete, dass die Pollenkörner durchaus keine Reaktion zeigen. Dass das Reagens hier versagen würde, war wegen ihrer Zuverlässigkeit in andern derartigen Fällen nicht wahrscheinlich; ich dachte daher

1) Vergl. Wolff. Aschenanalysen.

zuerst, dass hier wo nicht blinde, doch zur Entwicklung untaugliche Körner vorlägen, wie oft bei Kulturpflanzen vorkommt. Es stellte sich jedoch bei *Tulipa* und *Crocus* heraus, dass diese Körner ebenso gut Pollenschläuche trieben; bei ersterer beobachtete ich es in Kulturen in hangenden Tropfen mit 3 % Saccharoselösung, die kein Kalium enthielt. Sie wuchsen vorzüglich und sogar die Mehrzahl reagierte nicht auf Kalium. Es besteht gar keine Veranlassung zu denken, dass hier die Methode versagen würde und ihre Empfindlichkeit is so gross, dass wir hier von einer Abwesenheit des Kaliums reden dürfen, wenigstens in der durch das Reagens nachweisbaren Form, und dennoch Wachstum stattfindet.

§ 5. Betrachtungen und Versuche über die Funktion.

Hier betreten wir ein Gebiet, wo noch vieles dunkel ist und man in der Deutung der Tatsachen nicht zu vorsichtig sein kann, unsre Schlussfolgerungen werden daher zum grössten Teil nur noch negative sein können.

Das Kalium kommt bei den Pflanzen mit Ausnahme der *Cyanophyceae* überall vor. Dass es bei diesen fehlt, und also organisches Leben ohne Kalium möglich ist, ist eine wichtige Tatsache die beweist, dass die Lebensprozesse nicht unbedingt mit der Anwesenheit des Kaliums verknüpft sind, wozu sonst die Unmöglichkeit der Erziehung einer Pflanze ohne Kalium und die Anhäufung in den Vegetationspunkten leicht Veranlassung geben würden.

Im allgemeinen ist es unmöglich eine Pflanze ohne Kalium zu erziehen, nur für einzelne Pilze können Rubidium und Caesium es, obschon nicht ganz gut ersetzen (s. oben).

Eine Samenpflanze entwickelt sich in kaliumfreier Nährlösung nur so lange, bis die Kaliumquantität aus den

Samen ausreicht und stellt dann ihr Wachstum ein. Als Schimper[1]) Pflanzen in Wasserkultur fast ohne Kalium erzog, wurden fortwährend neue Organe angelegt, aber die älteren Teile starben ab, die neu entstehenden Blätter wurden immer winziger und zuletzt starb auch der Vegetationspunkt ab.

Dasselbe konnte ich bei Wasserkulturen von *Lepidium sativum* L. in Knopscher Lösung, in welcher das KNO_3 durch $NaNO_3$ ersetzt worden war, konstatieren. Die abgestorbenen Blätter enthielten noch reichlich Kalium, wenn also die jungen Teile, sowie Schimper behauptete, ihr Kalium den älteren Teilen entziehen, kann diese Entleerung nur sehr partiell sein.

Eine genaue Präzisierung der Rolle des Kaliums im Stoffwechsel lässt sich meiner Meinung nach, aus diesen Resultaten nicht machen, lediglich weisen sie auf die hohe Bedeutung des Kaliums für die Prozesse im Vegetationspunkte hin, gerade sowie oben schon erörtert wurde in Bezug auf die Samenreifung und Samenentleerung, bei welchen Prozessen die Wanderungsschnelligkeit des Kaliums nach den Vegetationspunkten hin am grössten war.

Wenn wir die Resultate der Erforschung der Kaliumlokalisation in der Zelle ins Auge fassen, tritt zunächst die Abwesenheit des Kaliums im Kern in den Vordergrund. Vieles lässt sich daraus, beim gegenwärtigen Stande unsrer Kenntniss noch nicht mit Sicherheit schliessen; wenn es sich bestätigen wird, dass, sowie Haberlandt[2]) und Korschelt[3]) zuerst betont haben, der Kern eine leitende Rolle bei der Regulierung des Stoffwechsels spielt, so kann dem Kalium, das im Kern fehlt gewissermassen

1) Schimper. Flora 1890.

2) Haberlandt. Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. 1887.

3) Korschelt. Zoöl. Jahrb. Abt. f. Anatomie. Bd. IV. 1889.

nur als Werkzeug, eine untergeordnete Bedeutung im Getriebe des Stoffwechsels zukommen.

Ob das Kalium bei den Vorgängen der Zell- und Kernteilung beteiligt ist, bleibt nach meinen Untersuchungen noch unentschieden, weil die Grenzen von Kern und Protoplasma sich dann verwischen; in Teilung begriffene Zellen habe ich nicht untersucht.

Weiter fehlt das Kalium in den Chromatophoren und war hauptsächlich in den Vakuolen vorhanden.[1]) Auf ersteres werde ich unten zurückkommen, letzteres belegt die Bedeutung dieses Elementes für das Zustandekommen des Turgors. Hierbei kann vielleicht von einer partiellen Vertretbarkeit des Kaliums durch Natrium die Rede sein[2]), worauf das Verhalten der auf chlornatriumhaltigem Boden wachsenden Phanerogamen hindeutet; es gelang jedoch mehrere typische Salzpflanzen fast ohne Natrium zu erziehen.[3])

Die neueren Untersuchungen von Loeb[4]) und Osterhout[5]) ergeben, wie komplizierte Vorgänge hierbei vorherrschen. Jede reine Lösung eines sonst unentbehrlichen Nährsalzes, eines Kalium- ebensogut wie eines anderen Salzes, wird für die Pflanze ein Gift. Die Giftigkeit des eines Salzes wird durch die Anwesenheit eines anderen Salzes herabgedrückt und nur eine sogenannte physiologisch ausgeglichene Salzlösung, wo die verschiedenen Salze einander die Wage halten, genügt den Anforderungen

1) Dies hat keine Beziehung auf die Vakuolen, die nach den Angaben von Th. J. Stomps im Kern vorkommen. Der ruhende Kern enthält ja, wie oben gezeigt wurde, keine Kaliumionen.

2) Dabei ist es sehr gut möglich, dass die Funktion des Kaliums in den Vakuolen, wo es die organische Säuren abstumpft zum Teil oder völlig vom Natrium erfüllt werden kann, während das Kalium bei den Prozessen im Cytoplasma nicht vertretbar ist.

3) Weigelt. Ber. d. Verh. d. sächs. Ges d. Wiss. zu Leipzig. 1869.

4) Loeb. Dynamik der Lebenserscheinungen. 1906.

5) Osterhout. Jahrb f. Wiss. Bot. 1909.

eines Organismus. Osterhout nimmt mit Loeb an, dass normales Leben nur möglich ist, wenn die nötigen Salze sich mit den Kolloiden der lebenden Substanz in bestimmten Verhältnissen kombinieren. Für Meeresalgen konnte Osterhout nachweisen, dass einige Natrium als derartigen Schutzstoff unbedingt nötig haben. In welcher Weise die Pflanzenzelle autonom, diese verschiedenen Salze aufnimmt und ihren Stoffaustausch reguliert, braucht hier nicht erörtert zu werden.

Es ist durchaus nicht nötig und sogar nicht wahrscheinlich, dass dem Kalium lediglich eine Funktion im Stoffwechsel zukommt; sowie die Kaliumionen eine Wirkung auf die Muskelkontraktion entfalten, können nächst andern Funktionen des Kaliums sich auch bei den Pflanzen Beziehungen zwischen Plasmakontraktilität und Kaliumionen ergeben, in dieser Hinsicht liegen jedoch noch keine Untersuchungen vor.

Etwas mehr eingehend, will ich die Frage behandeln ob das Kalium eine Funktion bei den Assimilationsprozessen zu erfüllen hat.

Die Erscheinungen, die beim Kalimangel in den Blättern auftreten [1]) sind wenig charakteristisch; dass die Stärke aus den beleuchteten Blättern schwindet, die Blätter sich teilweise verfärben und krümmen, können sekundäre Folgen eines allgemeinen krankhaften Zustandes sein. Diese Tatsachen beweisen nicht, dass das Kalium eine Funktion beim Transport der Kohlehydrate erfüllt, wie Liebig [2]) behauptete und ebensowenig dass es für die Kondensation des Formaldehyds zu Zucker und Stärke sorge zu tragen hat, wie Mittelstädt [3]) voraussetzte.

1) Wilfarth u. Wimmer. Zeitschr. Pflanzenkrankh. 1903.

2) Liebig. Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricult. u.s.w. 1876.

3) Mittelstädt. Chem. Centr. 1896. Bd.

Neuerdings sagte Herr Grafe in seiner Arbeit „Die biochemische Seite der Kohlensäureassimilation durch die grüne Pflanze" [1]) Folgendes: „Gleichzeitig konnte gezeigt werden, dass höchwahrscheinlich dem Kalk, bekanntlich ein unentbehrlicher Nährstoff der höheren Pflanze oder einem andern basenbildenden Element eine sehr wichtige Rolle beim Kondensationsprozess der Kohlensäure zukomme. Nach Stoklasa ist es das in Bildung begriffene Kaliumbicarbonat das unter Einwirkung nascierenden Wasserstoffs und der ultravioletten Strahlen die Zuckerbildung aus CO_2 katalysiert. Mit dieser von chemischer Seite festgestellten Tatsache stimmt auch eine im physiologischen Experiment gefundene gut überein." Dann weist Grafe auf die von Molisch [2]) konstatierte Eisenoxydablagerung und Manganoxydeinlagerung auf bzw. in Zellmembranen der Wasserpflanzen, welche Prozesse nur im Licht erfolgen, sowie auf die alkalische Reaktion, die bei Assimilationstätigkeit von Wasserpflanzen beobachtet wird, welche Reaktion die Eisen- und Manganabscheidung verursachen soll. Zum Schluss sagt Grafe: „Es liegt nun nahe sich vorzustellen, dass das phenolphtaleinrötende, bei der Kohlensäureassimilation sich bildende Alkali ein Kaliumcarbonat ist, das in statu nascendi als Bicarbonat die Assimilation der Kohlensäure bewirkt und dann als fertig gebildetes unwirksam gewordenes Salz ausgestossen wird, wodurch auch das Ausbleiben der Alkaliausscheidung bei Nacht erklärt ware".

Nach obenstehendem würde also dem Kalium eine Bedeutung bei dem Assimilationsprozess zukommen, ich meine jedoch, dass die Deutung der Tatsachen unrichtig ist.

---

1) V. Grafe. Biochemische Zeitschr. Bd. 32, 2e Heft. 1911.

2) H. Molisch. Sitz.ber. d. Wien. Akad. Abt. I. 1909 u. 1910.
Hassack. Unters. bot. Inst. Tübingen. 1887.
Klebs. Unters. bot. Inst. Tübingen. 1886.

Betrachten wir die Sachlage etwas genauer.

Stoklasa[1]) behauptet, dass im Chlorophyll Kalium vorkomme, leider stand mir seine Arbeit nicht zur Einsicht, das Resultat stimmt jedoch durchaus nicht mit den Ergebnissen der neueren Chlorophyllforschung, ebensowenig mit den Resultaten obenstehender Arbeit; in den Chloroplasten erhielt ich nie eine Kaliumreaktion, es wäre nur noch möglich, dass hier das Kalium in einer durch das Reagens nicht nachweisbaren Bindung vorliege, aber dies entspricht nicht der Rolle, die Stoklasa das Kalium spielen lässt.

Um den Einwand zu entgehen, dass das Kalium zwar im Chlorophyll vorhanden, aber nicht mit unsrem Reagens nachweisbar sei, stellte ich folgende Versuche mit *Spirogyra* an.

Die Fäden wurden durch Erhitzen während einer halben Stunde in Wasser von 65° C. getötet, dann wiederholt (± 20 Mal) im Dunkeln mit einem grossen Übermass von destilliertem Wasser extrahiert, nur die ersten Filtrate waren gelb, die andern farblos. Zum Schluss wurden die *Spirogyra*fäden mit 96 % Alkohol ausgezogen, der grüne Extrakt hatte das normale Absorptionsspektrum des Rohchlorophylls.

Der Extrakt wurde in einer Platinschale bis zur Trockenheit eingeengt und bei 100° C. getrocknet.

Trockengewicht 250 mg., wasserlösliche Asche 0,1 mg. = 100 μg.

Die Bestimmung des Kaliums mit Natriumkobaltnitrit lieferte 10 μg. also 0,04 ‰ des Trockengewichts. Die Asche gab dagegen ein intensive Magnesiumreaktion. (S. Behrens Anleitung zur mikrochem. Analyse).

Bei einem andern Versuche mit einer kleineren Quan-

1) J. Stoklasa. Zeitschr. f. landw. Versuchsst. in Österreich. 1908.

tität bei welcher das Auswaschen noch besser durchzuführen war, konnte ich in der Lösung der Asche (das Trockengewicht der Rohchlorophylls war 60 mg.) mit unbewaffnetem Auge keine Kaliumreaktion beobachten, die Kaliquantität musste kleiner als 2 μg. sein; also kleiner als 0,04 ‰ K_2O.

Wenn wir bedenken, das ich nur über gewöhnliche Glasgeräte und einmal destilliertes Wasser verfügte, so war die gefundene Kaliumquantität so klein, dass das Fehlen des Kaliums in unsrem Rohchlorophyllpräparate sehr wahrscheinlich wird. Stoklasa fand in seinen Präparaten 0,43 % bis 0,57 % K_2O.

Zweitens konstatierten Stoklasa und Zdobnicky [1]), dass durch die Einwirkung der ultravioletten Strahlen auf Kohlendioxyd und Wasserstoff, welch letzterer sich in statu nascendi befand, bei Gegenwart von KOH sich Zucker bildete.

In chemischer Hinsicht bringt diese Arbeit jedoch wenig neues, denn dass unter dem Einfluss der stillen Entladungen, wobei ultraviolette Strahlen auftreten CO_2 und H_2O sich zu Formaldehyd vereinigen, geht schon aus den Untersuchungen von W. Löb [2]) hervor, und der Aufbau von Kohlehydraten durch Polymerisation des Formaldehyds mittels Alkali ist eine bekannte Tatsache. Neu sind nur die Kombinierung und die Rolle, die Stoklasa das Kaliumbikarbonat in statu nascendi spielen lässt. Die Autoren behaupten nl., dass die Reduktion des CO_2 durch das in Entstehung begriffene Kaliumbikarbonat auch in der Zelle stattfindet, eine Annahme, wofür seine Versuche durchaus keine Belege liefern. Jedenfalls ist ihre Behauptung, dass die Kohlensäure, die durch die Spaltöffnungen

---

1) Stoklasa und Zdobnicky. Biochem. Zeitschr. Bd. 30. 1911.
2) W. Löb. Landw. Jahrb. 1906.

dringt, von den chlorophyllhaltigen Zellen sofort absorbiert werde und das Kalium, das stets im Chlorophyll vorhanden sein soll, in Kaliumbikarbonat umgewandelt werde, reine Phantasie.

Zum Schluss noch die physiologischen Experimente, die Herr Grafe erwähnt, d. h. die alkalische Reaktion, die bei der Assimilationstätigkeit von Wasserpflanzen beobachtet wird.

O. Loew [1]) hat schon behauptet, dass nicht kohlensaure Alkalien sondern eine wasserlösliche Kalkverbindung die Ursache der Rötung ist.

Ich konnte konstatieren, dass schön grüne Endtriebe von *Elodea* im Lichte in kohlensäurehaltiges, distilliertes Wasser gestellt, niemals die Rötung gaben, ungeachtet der stattfindenden Assimilation; von einer Abscheidung von kohlensaurem Alkali war also durchaus nicht die Rede. Stellte ich die Zweige in destilliertes Wasser, dem eine Calciumbikarbonatlösung hinzugefügt wurde, so trat die alkalische Reaktion deutlich hervor. Nach 6 Stunden Assimilation im Sonnenschein, war die von der Zweigen (2 Gr. Trockengewicht) hervorgerufene Alkalizität 0,5 cc. 0,1 N., auf K_2O berechnet, also 4,8 mg. Wenn nun das Wasser abfiltriert und in einer Platinschale eingeengt wurde, so war das Resultat einer Kaliumbestimmung mit Natriumkobaltnitrit 0,2 mg.: die Rötung des Phenolphtaleins rührt also nicht von der hydrolytischen Spaltung einer Kaliumverbindung her. [2])

1) O. Loew. Flora. 1893.

2) Bei einem andern Versuche war die im Lichte hervorgerufene Alkalizität 1,5 cc 0,1 N : auf Na_2O berechnet (H_4N-Salze waren abwesend) 9,4 mg. Die Totalasche war 70 mg, die wasserlösliche Asche nur 3 mg; Natriumionen können also ebenfalls nur zum Teil Ursache der Rötung sein, eine Calciumverbindung muss dabei eine Rolle spielen.

Diesen Belegen für eine Beteiligung des Kaliums am Assimilationsprozess kann ich also keinen Wert beimessen.

Welche Funktion das Kalium in den erwachsenen Blättern erfüllt, ist also noch eine offene Frage. Ich beabsichtige Versuche mit etiolierten Keimlingen und albinotischen Blättern anzustellen, denn der merkwürdig hohe Kaliumgehalt der letzteren Teile, die dem der Parasiten und Saprophyten gleichkommt, ist eine interessante Tatsache, deren Erforschung neue Ausblicke liefern kann. Es können sich Beziehungen zum vielleicht reversiblen Prozesse des Eiweissaufbaues und Abbaues ergeben [1]; ich erinnere in dieser Hinsicht an die alkalische Reaktion des tätigen Protoplasmas, die dem Anschein nach hauptsächlich von K-verbindungen hervorgerufen wird [2], und an die Eiweissspaltung durch verdünnte Alkalien.

Es erübrigt noch zu untersuchen, welche Bedeutung dem Kalium in den Stoffwechselprozessen des Vegetationspunktes zukommen kann. Jost [3] sagt dazu: „Wollen wir uns eine nähere Vorstellung machen über die Funktion des Kaliums, so verlassen wir zwar den Boden des Tatsächlichen, nicht aber des Wahrscheinlichen, wenn wir vermuten, dass das Kalium am Aufbau der wichtigsten im Protoplasma vorkommenden Verbindungen, also der Eiweiss-

1) In den albinotischen Teilen ist wahrscheinlich eine starke Eiweissdissimilation; ich erinnere an den zweimal so grossen Gehalt des Koffeins, des sekundären Abbauproduktes des Eiweisses in den gelben Blatthälften von Thea assamica. S. Th. Weevers, die physiologische Bedeutung des Koffeins und des Theobromins Ann. du Jard. bot de Buitenzorg 1907.

2) In protoplasmareichen Geweben können Na- und H_2N-verbindungen fehlen und Ca fast abwesend sein.

Es ist noch die Frage, ob die proteolytischen Enzyme nur in sauren Medien wirken; in diesem Falle spalten sie vielleicht das in den Vakuolen gelöste Eiweiss.

3) L. Jost. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

körper sich beteiligt. Diesbezügliche Erfahrungen der physiologischen Chemie scheinen zwar nicht vorzuliegen, doch kann jeder Tag sie bringen."

Dies ist vorläufig noch eine Hypothese, aber ich will noch einmal hinweisen auf die bei der Pollenkeimung beobachteten Tatsachen. Da liegt ein Fall vor, wo man doch von Wachstum zu reden pflegt, wobei dem Anschein nach Nahrung in die Zelle aufgenommen und verarbeitet wird, sodass eine grosse Zellwand aufgebaut werden kann und alle diese Prozesse können bei Abwesenheit von Kaliumionen geschehen. [1])

Dass im Pollenschlauch Zunahme des Protoplasmas stattfinden würde, ist jedoch in Bezug auf die Entleerung der ältesten Teile nicht sehr wahrscheinlich; die Hypothese dass das Kalium bei den Prozessen des Eiweiss- und vielleicht des Protoplasma-aufbaues im Vegetationspunkt eine Rolle spielt, wird somit durch Obenstehendes nicht angefochten, vielmehr verstärkt.

§ 6. Zusammenfassung.

In allen Pflanzen mit Ausnahme der *Cyanophyceae* ist das Kalium mit der benutzten Methode nachzuweisen.

Der Kern enthält keine Kaliumionen, die Diffusionsgesetze, die den Eintritt in den Kern beherrschen, sind also von denen des Cytoplasmas verschieden.

Eine Lokalisierung des Kaliums im Cytoplasma ist noch nicht gezeigt worden; in den beobachteten Fällen war die einseitige Fällung ein sekundärer Zustand.

Die Hauptmenge des Kaliums ist in den Vakuolen enthalten, die Chromatophoren enthalten kein Kalium; Chlorophyll ist kaliumfrei.

1) In der Natur braucht dies ja nicht der Fall zu sein, weil der Griffel viel K. enthält.

Die Kaliumsalze können bei mikroskopisch kleinen Teilen, wie Algenfäden und Pöllenkörnern völlig mit 50 % Alkohol extrahiert werden. Alle kaliumhaltige Verbindungen der *Spirogyra*zelle sind nach dem Tode wasserlöslich. Die Kaliumverbindungen aus den Samen und Blättern von *Aesculus hippocastanum* sind nicht löslich in Aether; fast alles Kalium, bei den Blättern mehr als 99 %, befindet sich im Wasserextrakt.

Die Kaliumreaktion ist bei den *Phanerogamen* im allgemeinen stark im Parenchym, besonders in den Vegetationspunkten und Reserveorganen. Im Vasalteil ist die Reaktion schwach, weil der Transpirationsstrom eine so verdünnte Lösung ist, im Siebteil ist sie intensiv.

Bei den sekundären Geweben ist das Kalium besonders anwesend in den lebenden Elementen des Holzes und der Rinde, d. h. in den Markstrahlen und im Cambium sowie im unverholzten Rindenparenchym, dagegen ist in den Gefässen und Tracheiden die Reaktion schwach. Die Ergebnisse der Aschenanalysen lassen sich aus diesem Gesichtspunkte erklären. Die Markstrahlzellen und andre lebende Elemente sind in Bezug auf das Kalium als Reserveorgane, woraus die Pflanze beim Austreiben schöpft, zu betrachten; der Transpirationsstrom ersetzt im Sommer den Verlust.

Pollenkörner, die keine Kaliumionen enthalten, können dennoch ihre Pollenschläuche auswachsen lassen. Weil hierbei jedoch dem Anschein nach keine Protoplasmazunahme stattfindet liefert dies keine Beweise wider die später zu erörternde Funktion des Kaliums.

Die assimilierenden Wasserpflanzen scheiden keine Kaliumverbindungen aus.

Die Lokalisation des Kaliums liefert durchaus keine Veranlassung eine spezielle Beteiligung dieses Elementes an die Kohlenstoffassimilation anzunehmen, die Hypothese,

dass das Kalium besonders beim Aufbau des Protoplasmas an den Vegetationspunkten tätig ist, lässt sich mit der Lokalisation und den andern beobachteten Tatsachen gut vereinbaren.

Die Funktion des Kaliums in den erwachsenen Blättern ist noch unbekannt, vielleicht spielt es eine Rolle beim Aufbau und Abbau des Eiweisses.

Danebst hat das Kalium in den Vakuolen grosse Bedeutung für das zustandekommen des Turgors.

AMERSFOORT, September 1911.

Der anatomische Bau des Holzes der Propfhybride Cytisus Adami und ihrer Komponente

von

H. H. JANSSONIUS und J. W. MOLL.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

Die ausserordentlich wichtige Entdeckung Winklers, dass es möglich sei Propfhybriden willkürlich darzustellen, hat das Wesen dieser früher in jeder Hinsicht so unsicheren Gebilde klargelegt, und Baurs Entdeckung der Periklinalchimären hat bald darauf den Anstoss dazu gegeben, die Mehrzahl der bis jetzt bekannten Propfhybriden als auf diese Weise zusammengesetzte Pflanzen zu erkennen.

Auch das alte Rätsel der *Cytisus Adami* ist infolge der oben genannten Untersuchungen definitiv gelöst worden. Schon die vor Jahren gemachten Beobachtungen Macfarlanes liessen es, in dem Lichte unserer jetzigen Kenntnisse, als fast sicher erscheinen, dass *Cytisus Adami* ebenfalls als Periklinalchimäre gedeutet werden müsste, und zwar als eine solche deren Epidermis jedenfalls der *Cytisus purpureus* entlehnt war, während die inneren Teile zu *Cytisus Laburnum* gehörten. Dieser Schluss wurde durch

die Untersuchungen Buders[1]) vollkommen bestätigt. Er zeigte dass nur die Epidermis zu *Cytisus purpureus* gehört.

Eine der nächsten Aufgaben in der Propfhybridenfrage wird jetzt sein müssen, genaue und vollständige anatomische Beschreibungen der Propfhybriden und ihrer Komponente darzustellen und das schon von Buder, durch seine vorläufige Analyse für *Cytisus Adami* zu Tage geförderte lässt von solchen Untersuchungen interessantes Material für weit reichende Schlüsse erwarten.

Wir haben uns nun die Aufgabe gestellt, eine solche soviel wie möglich vollständige Beschreibung des Holzes von *Cytisus Adami* und seinen Komponenten zu liefern. Unsere Kenntnis der Holzanatomie dieser Pflanzen ist bis jetzt eine sehr dürftige. Die unten gegebene Beschreibung des Holzes von *Cytisus Laburnum* fängt an mit einer Literaturübersicht, welche ziemlich vollständig sein dürfte. Aber es wäre eine unfruchtbare Arbeit auf die erhaltenen Resultate hier näher einzugehen. Von auch nur einigermassen vollständigen Beschreibungen war bis jetzt nicht die Rede, und so fehlt auch der Boden für eine kritische Besprechung der hin und wieder ausgesprochenen allgemeineren Folgerungen. Man kann sich indertat keineswegs darüber wundern, wenn Saupe[2]) sagt: „Die mikroskopische Unterscheidung der übrigen berücksichtigten *Cytisus*-Arten (*Laburnum* . . . *purpureus* . . . .) gelang auf Grund der Holzanatomie allein nicht," und Buder[3]): „Die Elemente

1) Buder. Studien an *Laburnum Adami* I. Die Verteilung der Farbstoffe in den Blütenblättern. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1910. Bd. 28. 188. Derselbe. II. Allgemeine anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. V. 1911. 209.

2) Flora. 70. Jahrg. 1887. 301.

3) l. c. 233.

des Holzes sind recht mannigfaltig entwickelt, gewähren aber nur geringe Handhaben zur Charakterisierung".

Wir hoffen zu zeigen, dass es an der Hand genauer, vollständiger und kunstgerechter Beschreibungen sehr wohl möglich ist, die Identität des *Adami*- und *Laburnum*-holzes mit absoluter Sicherheit festzustellen, und diese Hölzer von dem *Purpureus*holz leicht zu unterscheiden. Zugleich wird sich dabei zeigen, dass dennoch eine gewisse Beeinflüssung des *Adami*holzes, durch das Zusammenleben mit *Cytisus purpureus* stattfindet.

Den jetzt folgenden Beschreibungen brauchen wir nur wenig voranzuschicken. Die Methode der Beschreibung ist die welche wir seit einigen Jahren in unserem Buche über das Holz der javanischen Bäume anwenden. [1]) Sie hat sich als zur systematischen Unterscheidung der Familien, Genera und Species als vorzüglich geeignet bewährt. Die benützte Terminologie ist die, welche in dem allgemeinen Teil des genannten Buches festgestellt wurde. In Fällen des Zweifels kann man dort die Bedeutung der in den Beschreibungen vorkommenden Termini nachschlagen.

Alles zu den Beschreibungen benützte Material stammte von demselben, in dem Botanischen Garten zu Groningen seit vielen Jahren wachsenden schönen *Adami*baum, an welchem ältere Rückschläge zu *Laburnum* und *purpureus* reichlich vorhanden waren. Nur um die Frage nach dem Vorkommen des Etagenbaus bei *Cytisus purpureus* vollständiger zu lösen, wurde noch ein Rückschlagszweig eines anderen, ebenfalls schon alten Baumes benützt.

Die untersuchten Zweige waren, wie aus der Beschreibung des Materials hervorgehen wird, so viel wie möglich bei den drei untersuchten Formen vom gleicher Dicke.

1) Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten, im Auftrage des Kolonial-Ministeriums unter Leituug von Dr. J. W. Moll bearbeitet von H. H. Janssonius. Leiden. 1906.

Es wurde weiter die Beobachtung eines bestimmten, schön ausgebildeten Jahresringes jeder Beschreibung zugrundegelegt, daneben wurde aber selbstverständlich auch die Beobachtung der übrigen Teile des Holzes keineswegs vernachlässigt. Als bevorzugte Jahresringe wurden aber soviel wie möglich solche von gleichem Alter gewählt.

Man wird sehen, dass in den Beschreibungen einzelne Teile kursiv gedruckt worden sind. Es wird dadurch die Aufmerksamkeit etwaiger Leser auf die Stellen gelenkt, wo die nach unserer Ansicht wichtigen Unterscheidungsmerkmale zwischen den drei beschriebenen Formen verzeichnet sind. Ein genaueres Studium der Beschreibungen wird aber zeigen, dass auch an manchen anderen Stellen von Verschiedenheit die Rede ist. Dass solche Stellen dennoch nicht kursiviert wurden kann zwei Ursachen haben. Erstens kann es wirklich beobachtete Verschiedenheiten betreffen, welche aber, nach unseren bisherigen und ziemlich ausgedehnten Erfahrungen, in der Holzanatomie keinen sicheren systematischen Wert beanspruchen. Einige derartigen Fälle werden wir später noch besprechen. Zweitens aber muss man bedenken, dass der Vollständigkeit solcher Beschreibungen gewisse Grenzen gesteckt sind. Bei relativ unbedeutenden Merkmalen, zum Beispiel der Gruppierung gewisser Tüpfel oder der Verdickung gewisser Wände der an Gefässe grenzenden Parenchymzellen, kann es vorkommen dass sie in dem einen Präparate sichtbar, in dem anderen unsichtbar sind oder zufällig übersehen wurden. Es lohnt sich dann nicht für solche unbedeutenden Sachen die ohnehin schon sehr zeitraubende Untersuchung wieder aufzunehmen um sie durch neue Beobachtungen zu vervollständigen. Fälle dieser Art werden wir nicht näher besprechen, sie werden jedem einigermassen in der Holzanatomie bewanderten Leser sofort ins Auge fallen.

Wir lassen jetzt die Beschreibungen der drei untersuchten Hölzer folgen. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass dieselben jede für sich, ohne alle Vergleichung miteinander, volkommen objektiv dargestellt wurden. Erst nachher zeigte uns ein genaues Studium derselben, inwiefern Identität oder Verschiedenheit der Merkmale vorlag.

CYTISUS LABURNUM,

Linn. Sp. Pl. 739.

Im Index Kewensis *Laburnum anagyroides*, Medic. in Vorles. Churpf. Phys. Ges. II. 363.

Literatur. [1]) Nördlinger. Querschnitte. Bd. I. 1852; die Beschreibung in Bd. III. 91. Moeller. Vergl. Anat. d. Holzes. Denkschr. Wiener Akad. Bd. 36. 1876. 407 (*Cytisus* sp.). De Bary. Vergl. Anat. 1877. 479, 484, 485, 495, 497, 504, 518, 522 u. 523. Gaunersdorfer. Beiträge zur Kenntniss der Eigenschaften und Entstehung des Kernholzes. Ber. Wiener Akad. Bd. LXXXV. 1882. 34. Saupe. Anat. Bau d. Holzes der Legum. etc. Flora. Jhrg. LXX. 1887. 277, 299, 301 (*C. Laburnum, purpureus* und andere Species [2]). Gnentzsch. Uber radiale Verb. der Gefässe und des Holzparenchyms zwischen aufeinander folgenden Jahrringen dik. Laubbäume. Flora. Jhrg. LXXI. 1888. 314. N. J. C. Müller. Atlas der Holzstructur dargestellt in Microphotographien. 1888. 83. Bengt Jönsson. Siebähnliche Poren in den trach. Xylemelementen der

---

1) Die Literaturangaben beziehen sich, insofern nichts hinzugefügt ist, ausschliesslich auf *C. Laburnum*. Wo auch andere Arten berücksichtigt sind, ist dies zwischen Klammern angedeutet.

2) Die mikroskopische Unterscheidung dieser Species ist ihm auf Grund der Holzanatomie nicht gelungen.

Phan., hauptsächlich der Leguminosen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. X. 1892. 500 ff. Engler u. Prantl. III, 3. 1894. 78 (*Cytisus*). Macfarlane. On the minute structure of plant hybrids. Transact. of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXXVII. 1895. 261 (*C. Laburnum. purpureus* u. *Adami*). Mathieu-Fliche. Flore Forestiere. 1897. 107. R. Hartig. Die anat. Unterscheidungsmerkmale der wichtigeren in Deutschland wachsenden Hölzer. 1898. 17. Solereder. Syst. Anat. 1899. 310. Axenstruktur. Fuchs. Unters. über *Cytisus Adami*. Wiener Ber. Bd. CVII. Abth. 1. 1898. 1279 (*C. Laburnum, purpureus* u. *Adami*). Auch in Oesterreich. bot. Zeitschr. 1899. 74. Laubert. Anat. und morph. Studien am Bastard *Laburnum Adami*. Beihefte Bot. Centrlbl. Bd. X 1901. 151 (*L. Adami* u. *C. purpureus*). Wiesner. Die Rohstoffe. Bd. II. 1903. 14 u. 940. Thil. Sections transversales de 120 espèces de bois. 1904. 8. Beauverie. Le Bois. 1905. 64[b] (*Cytise*). Piccioli. I caratteri anatomici per conoscere i principali legnami 1906. 78. Boulger. Wood. 1908. 313. Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. 1909. 600, 601, 607 u. 615. Buder. Studien an *Laburnum Adami* II. Allgemeine anatomische Analyse des Mischlings und seiner Stammpflanzen. Zeitschr. f. Indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. V. 1911. 233.

Material. Achtjähriger Ast von 12 mm in Durchmesser, gesammelt 16 April 1910 und in Alkohol von 96 % aufbewahrt.

Präparate. Quer-, Radial- und Tangentialschnitte; Mazerationspräparat.

Reagentien. Wasser, Glycerin, Jodjodkalium, Phloroglucin u. Salzsäure, Jodjodkalium u. Schwefelsäure 66 %, Schulzes Mazerationsgemisch.

Mikrographie.

Topographie. Man vergleiche Fig. 1 und 2.

Zuwachszonen deutlich. Die Zonengrenzen unscharf bis scharf, meistens scharf und *zwischen je zwei Markstrahlen auf dem Querschnitt sehr oft nach innen gebogen aber weniger stark als bei C. Adami.* Der innerste Teil jeder Zuwachszone

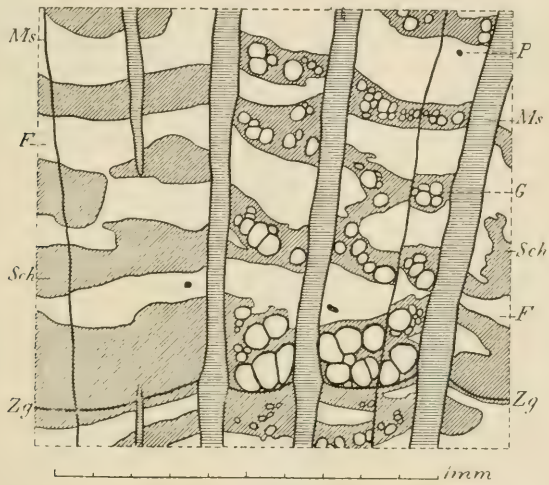


Fig. 1. *Cytisus Laburnum.*

Querschnitt. Zg Zonengrenze; Sch die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten aus Gefässen, Gefässtracheiden und Holzparenchym bestehend; G Gefässe, nur in zwei Bändern zwischen breiteren Markstrahlen eingezeichnet; F Libriform; P das zwischen den Libriformfasern zerstreute Holzparenchym; Ms Markstrahlen.

gebildet von einer aus Gefässen, Gefässtracheiden und Holzparenchym bestehenden Schicht; der äusserste Teil von einer ähnlichen Schicht oder von nur einer einzigen Schicht von Elementen, und zwar grössenteils Holzparenchym- oder Ersatzfasern, mit nur wenigen Gefässtracheiden und Gefässtracheidähnlichen Gefässen. In den Schichten der innersten Teile die Gefässe die Grundmasse bildend —

in radialer Richtung gewöhnlich 1 und 2 Gefässe, nur selten 3 und öfter 1 als 2 vorhanden — die Gefässtracheiden in geringer Zahl, das Holzparenchym zumal auf der nach dem Kambium gekehrten Seite. In den ähnlichen Schichten der äussersten Teile die Gefässtracheiden die Grundmasse bildend, die Gefässe in ziemlich geringer Zahl, das Holzparenchym hauptsächlich auf der Innenseite. Gefässe ohne spiralige Wandverdickungen in diesen äussersten Schichten nur in einiger Entfernung von den Zonengrenzen. Auch sonst in den Zuwachszonen die Gefässe mit den Gefässtracheiden und dem Holzparenchym sich in tangentialer Richtung mehr oder weniger weit erstreckende Schichten bildend. Die Schichten gewöhnlich mehr oder weniger schief geneigt zu der tangentialen Ebene verlaufend, in der tangentialen Richtung oft unterbrochen oder blind endigend, bisweilen zwei miteinander verschmelzend oder 2 durch eine ebensolche schief oder radial laufende Schicht miteinander verbunden. Die Gefässtracheiden und ziemlich oft auch das Holzparenchym von innen nach aussen in den Zuwachszonen reichlicher; die Elemente in den Schichten oft in radialen Reihen. In einzelnen Schichten bisweilen auch einige Libriformfasern vorhanden. In den Zuwachszonen die Querdurchmesser der Gefässe, Gefässtracheiden, Libriformfasern, Holzparenchymzellen und Ersatzfasern, aber zumal der Gefässe, von innen nach aussen kleiner werdend; *die Querdurchmesser der Gefässe ausserhalb der innersten Schicht der Zuwachszonen plötzlich kleiner, aber nicht ebenso viel wie bei C. Adami.* Auf den Zonengrenzen die Markstrahlzellen in radialer Richtung kürzer und in tangentialer Richtung etwas breiter als sonst. Stockwerkartiger Aufbau *sehr deutlich, die Gefässglieder, Gefässtracheiden, Holzparenchymfasern, Ersatzfasern und niedrigen kleinen Markstrahlen sehr deutlich etagenförmig angeordnet; ausserdem die Täpfel der Libri-*

formfasern oft auf den den Querwänden der Gefässe entsprechenden Stellen ihrer radialen Seiten am reichlichsten. Gefässe mit den Gefässtracheiden und dem Holzparenchym die oben beschriebenen tangentialen Schichten bildend; vereinzelt liegend und gruppenweise. Die Gruppen reichlicher als die vereinzelt liegenden und aus verschieden geordneten Gefässen aufgebaut. Auf Querschnitten die Gefässe ziemlich oft auf einer radialen Seite an Markstrahlen grenzend; übrigens aneinander, an Gefässtracheiden, Libriformfasern und meistens an Holzparenchym. Deutlich 2 Arten von Gefässen vorhanden; die Glieder der engeren, abgesehen von der Perforation der Querwände, den Gefässtracheiden ganz gleich, auch darunter gemischt vorkommend und unten zusammen mit diesen beschrieben, die der weiteren zumal durch das fast immer Fehlen der Spiralverdickungen und die reichlichere Tüpfelung ganz anders gebildet. Gefässtracheiden mit den Gefässen und dem Holzparenchym die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten bildend; *hier zahlreicher vorhanden als bei C. purpureus.* Libriformfasern die Grundmasse des Holzes bildend; nicht in radialen Reihen. Holzparenchym zumal an der Oberfläche der bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten in 1 oder 2

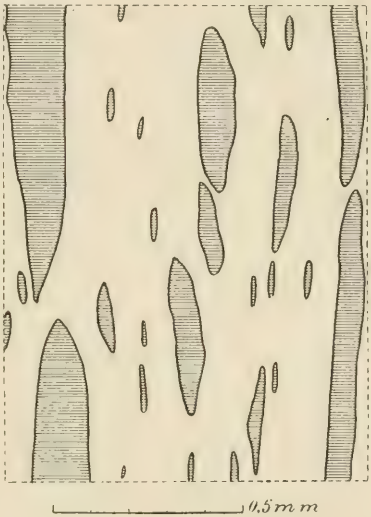


Fig. 2. *Cytisus Laburnum.* **Tangentialschnitt. Nur die Markstrahlen eingezeichnet.**

Zellschichten und in den an Markstrahlen grenzenden Teilen derselben vorhanden: *das zwischen den Libriformfasern zerstreute fehlend oder nur äusserst spärlich vorhanden; etwas spärlicher als bei C. purpureus.* Die Ersatzfasern etwas reichlicher als die immer aus 2 Zellen bestehenden Holzparenchymfasern. Markstrahlen grosse und kleine.[1]) Die kleinen reichlicher als die grossen. *Die grossen Markstrahlen an ihrer Anfangsstelle gewöhnlich 1-schichtig, selten 2-schichtig, nach aussen zu 3- bis 9-schichtig werdend; 20 Zellen bis 2.5 mm hoch.* Unter den kleinen sehr viele in dem primären oder im innersten sekundären Xylem in der Nähe des Markes 1-schichtig anfangend und übrigens nicht von den grossen verschieden. *Die übrigen kleinen Markstrahlen etagenförmig angeordnet, gewöhnlich in einer der bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten 1-schichtig anfangend und nach aussen zu selten mehr als 2-schichtig werdend, hoch 2 bis 15, meistens 4 bis 6 Zellen. Seitlich voneinander getrennt durch 2 bis 25, gewöhnlich ungefähr 10 bis 15 Libriformfaserschichten.* Die Zellen grösstenteils liegend, die der oberen und unteren Reihe oder Reihen und die auf den Radialseiten bisweilen aufrecht oder aufrechten ähnlich, zumal auf den Zonengrenzen und in den an die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten grenzenden Teilen. Sehr oft auf Tangentialschnitten 2 oder 3 Markstrahlen in vertikaler Richtung übereinander stehend und in dieser Richtung voneinander getrennt durch nur 1 bis 3 Schichten schief laufender Schichte schief laufender Elemente.[2])

Beschreibung der Elemente.

I. **Gefässe.** Die vereinzelt liegenden R. *7—50 μ*, T. *12—50 μ*; die der Gruppen R. *7—80 μ*, T. *12—80 μ*; die

1) Im Sinne de Barys. Vergl. Anat. 1877. 472; man vergleiche übrigens Zijlstra. Die Gestalt der Markstrahlen im sekundärem Holze. Recueil d. Travaux bot. Neerlandais. Vol. V. 1908. 20.

2) Man vergleiche Zijlstra. l. c. 30.

Gefässglieder L. 100—150 μ. Die engsten Gefässe ganz den Gefässtracheiden gleich; für die Beschreibung dieser Gefässe vergleiche man daselbst. Die weiteren Gefässe elliptische und Kreiszylinder, aneinander grenzend gegenseitig abgeplattet. Querwände gewöhnlich fast horizontal oder nur sehr wenig schief geneigt; rundlich oder oval perforiert. Die Ränder der Perforationen glatt oder hoftüpfelähnlich; *die stehen gebliebenen Ringe schmal.* Wände dick 2½ μ wo sie aneinander grenzen, übrigens 1½ bis 2 μ; verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % oft etwas grünlich blau: — mit zahlreichen spaltenförmigen Hoftüpeln wo sie aneinander grenzen; die Hoftüpfel bisweilen kombiniert: Siebtüpfelstruktur deutlich: die Höfe sehr oft nur durch schmale Wandpartien voneinander getrennt und dann oft 5-eckig, oft quer gestellt, z. B. 4 μ in Durchmesser, oder 3 auf 4 μ; die Kanäle spaltenförmig und quer gestellt; — mit spaltenförmigen Hoftüpfeln wo sie an Gefässtracheiden grenzen; diese Tüpfel oft spärlicher als wo Gefässe aneinander grenzen, die Höfe kleiner, übrigens diese Hoftüptel wie diejenigen wo Gefässe aneinander grenzen; — ohne Tüpfel wo sie an Libriformfasern grenzen; — mit einseitigen spaltenförmigen Hoftüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym und Markstrahlzellen grenzen; die einseitigen Hoftüpfel übrigens den zweiseitigen gleich. Auf der Innenseite der Wände bei den engsten und sehr wenigen weiteren Gefässen, spiralige Wandverdickungen vorhanden wie bei den Gefässtracheiden.

II. **Gefässtracheiden.** R. 7—18 μ, T. 12—16 μ, gewöhnlich R. und T. 15 μ, L. 120—160 μ; 4- bis 10-seitig. Wände dick 1½ μ; verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % oft etwas grünlich blau; — mit spaltenförmigen Hoftüpfeln wo sie an Gefässe grenzen, man sehe die Beschreibung der Gefässe; — mit spaltenförmigen Hoftüpfeln

zwischen den spiraligen Verdickungen wo sie aneinander grenzen; die Hoftüpfel weniger zahlreich als bei den Gefässen und in dieser Hinsicht sehr verschieden bei den verschiedenen Gefässtracheiden; Siebtüpfelstruktur deutlich; die Höfe quer gestellte Ellipse, z. B. 2½ auf 4 μ; die Kanäle spaltenförmig und quer gestellt; — ohne Tüpfel wo sie an Libriformfasern grenzen; — mit spaltenförmigen einseitigen Hoftüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; die einseitigen übrigens wie die zweiseitigen. Auf der Innenseite der Wände rechtsläufige spiralige Wandverdickungen. Intercellularräume fehlend.

III. **Libriformfasern.** R. und T. 9—15 μ, L. 400—500 μ; 5- bis 10-seitig. Wände dick 4 bis 5 μ, das Lumen oft klein. Bei den meisten Libriformfasern eine Gallertschicht vorhanden; diese Schicht auf dem Querschnitt bisweilen gruppenweise fehlend, gewöhnlich sehr dick, oft von dem übrigen Teil der Wände losgelöst, nur sehr wenig verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % blau; der übrige Wandteil verholzt; — ohne Tüpfel wo sie an Gefässe und an Gefässtracheiden grenzen; — mit sehr spärlichen sehr kleinen spaltenförmigen einfachen Tüpfeln wo sie aneinander grenzen; diese Tüpfel nur auf den Radialwänden *und dort oft am reichlichsten an den auf derselben Höhe wie die Gefässquerwände liegenden Stellen;* — mit oft runden einfachen Tüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; diese Tüpfel oft etwas zahlreicher, übrigens den anderen gleich. Intercellularräume und Inhalt fehlend.

IV. **Holzparenchymzellen.** R. 6—12 μ, T. 10—18 μ, L. 65—85 μ; die unmittelbar an Gefässe grenzenden Zellen oft um die Gefässe mehr oder weniger in die Quere gezogen. Alle Zellen 4- bis 8-seitige Prismen mit längsgerichteter Achse. Wände dick 1 μ; die senkrecht zur Gefäss-

wand stehenden Längswände der an Gefässe grenzenden Zellen zwischen den Tüpfeln stark verdickt, die Zellen dadurch konjugiertem Holzparenchym ähnlich; verholzt; in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % die innere Schicht grünlich blau; — mit einseitigen Hoftüpfeln wo sie an Gefässe und an Gefässtracheiden grenzen, man sehe die Beschreibung der Gefässe und der Gefässtracheiden; — mit einfachen Tüpfeln wo sie an Libriformfasern grenzen, man sehe die Beschreibung der Libriformfasern; — mit einfachen Tüpfeln wo sie aneinander, an Ersatzfasern und an Markstrahlzellen grenzen, die Tüpfel ziemlich spärlich auf den Tangentialwänden, ziemlich reichlich auf den Quer- und Radialwänden, am reichlichsten auf den Radialwänden der zugespitzten Enden, auf den Radialwänden oft gruppenweise. Intercellularräume fehlend. Zellinhalt: die Zellen gewöhnlich mehr oder weniger ganz gefüllt mit kleinen einfachen Starkekörnern.

V. **Ersatzfasern.** L. 130—170 μ. Man vergleiche übrigens die Holzparenchymzellen.

VI. **Markstrahlzellen.**

1. **Liegende.** R. *25—80* μ, T. 6—20 μ, L. 10—20 μ; die Zellen auf den radialen Seiten der Markstrahlen und die der kleinen Markstrahlen oft etwas kürzer in radialer Richtung und etwas breiter als die anderen. Alle Zellen 4- bis 8-seitige Prismen mit radial gerichteter Achse und abgerundeten radialen Kanten. Die Tangentialwände oft schief zu den radialen gerichtet. Wände dick *1½ bis 2* μ, die tangentialen bis 3½ μ, gewöhnlich die Wände um so dicker je kürzer die Zellen in radialer Richtung sind; verholzt, die innerste Schicht in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % grünlich blau; — man vergleiche für die Tüpfel die Beschreibung der Holzparenchymzellen; die einfachen Tüpfel wo sie an Markstrahlzellen grenzen klein, am reichlichsten auf den Tangentialwänden und auf den

anderen Wänden sehr oft in radialen Reihen und auf die Intercellularräume hinzielend. Auf einzelnen Zellwänden deutlich einfache Tüpfel vorhanden, während Tüpfel auf den angrenzenden Libriformfaserwänden fehlen. Intercellularräume zwischen den Markstrahlzellen in radialer Richtung immer vorhanden. Zellinhalt: wie der der Holzparenchymzellen; die Körner hier bisweilen auch diadelphisch.

2. **Aufrechte.** R. 18—25 μ, T. 8—20 μ, L. 25—120 μ. Man sehe übrigens die liegenden Zellen.

CYTISUS PURPUREUS,

Scop. Fl. Carn. ed. 2. II. 69.

Literatur. Man vergleiche bei *C. Laburnum.*

Material. Vierjähriger Ast von 13 mm in Durchmesser, gesammelt 16 April 1910 und in Alkohol von 96 % aufbewahrt. Dazu noch ein dünnerer Ast eines anderen *Adami*-exemplares.

Präparate. Quer-, Radial- und Tangentialschnitte; Mazerationspräparat.

Reagentien. Wasser, Glycerin, Jodjodkalium, Phloroglucin u. Salzsäure, Jodjodkalium u. Schwefelsäure 66 %, Schulzes Mazerationsgemisch.

Mikrographie.

Topographie. Man vergleiche Fig. 3 und 4.

Zuwachszonen deutlich. Die Zonengrenzen scharf und *ohne bedeutende Krümmungen.* Der innerste Teil jeder Zuwachszone gebildet von einer aus Gefässen, Gefässtracheiden und Holzparenchym bestehenden Schicht; der äusserste Teil fast immer aus einer ähnlichen Schicht. In den Schichten der innersten Teile die Gefässe die Grundmasse bildend, die Gefässtracheiden ziemlich spärlich, das Holzparenchym zumal auf der nach dem Kambium gekehrten Seite. In den ähnlichen Schichten der äussersten Teile die Gefäss-

tracheiden die Grundmasse bildend, die Gefässe ziemlich spärlich, das Holzparenchym hauptsächlich auf der Innenseite. Gefässe ohne spiralige Wandverdickungen in diesen äussersten Schichten nur in einiger Entfernung von den Zonengrenzen. Diese innersten und äussersten Schichten bei den verschiedenen Zonengrenzen in radialer Richtung sehr verschieden dick, 1 bis 10 Elemente. Auch sonst in den Zuwachszonen die Gefässe mit den Gefässtracheiden und dem Holzparenchym sich in tangentialer Richtung mehr oder weniger weit erstreckende Schichten bildend oder, zumal im äusseren Teil der Zuwachszonen, grössere und kleinere Bündel (B in Fig. 3). Die tangentialen Schichten oft geschlängelt verlaufend, in tangentialer Richtung oft unterbrochen oder blind endigend, bisweilen zwei miteinander verschmelzend oder 2 durch eine ebensolche schief oder radial laufende Schicht miteinander verbunden. Die kleinsten Bündel auf Querschnitten aus 1 oder 2 Gefässen und einigen anderen Elementen bestehend; die grösseren auf Querschnitten oft den Raum zwischen 2 Markstrahlen ganz füllend. Die Gefässtracheiden von innen nach aussen in den Zuwachszonen reichlicher

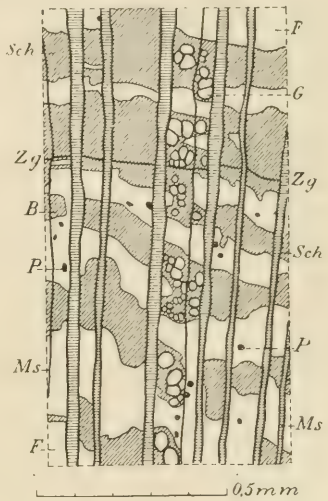


Fig. 3. *Cytisus purpureus.*

Querschnitt. Zg Zonengrenze; Sch und B die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten und Bündel aus Gefässen, Gefässtracheiden und Holzparenchym bestehend; G Gefässe, nur in einem Band zwischen 2 breiteren Markstrahlen eingezeichnet; F Libriform; P das zwischen den Libriformfasern zerstreute Holzparenchym; Ms Markstrahlen.

werdend; die Elemente in den Schichten und Bündeln oft in radialen Reihen. In einzelnen Schichten und Bündeln bisweilen auch einige Libriformfasern vorhanden. Die Querdurchmesser der Gefässe in den Zuwachszonen einer Periode zeigend: das Maximum derselben der inneren Zonengrenze ziemlich nahe, das Minimum im äusseren Teil viel kleiner als im inneren. Die Querdurchmesser der Gefässtracheiden, Libriformfasern, Holzparenchymzellen und Ersatzfasern in den Zuwachszonen eine ebensolche aber sehr schwache Periode zeigend oder von innen nach aussen etwas kleiner werdend. Auf den Zonengrenzen die Markstrahlzellen in radialer Richtung kürzer und in tangentialer Richtung etwas breiter als sonst. *Stockwerkartiger Aufbau ganz fehlend oder nur angedeutet.* Gefässe mit den Gefässtracheiden und dem Holzparenchym die oben beschriebenen tangentialen Schichten und Bündel bildend; vereinzelt liegend und gruppenweise. Die Gruppen reichlicher als die vereinzelt liegenden und aus verschieden geordneten Gefässen aufgebaut. Auf Querschnitten die Gefässe ziemlich oft auf einer radialen Seite an Markstrahlen grenzend; übrigens aneinander, an Gefässtracheiden, Libriformfasern, zumal in den kleinen Bündeln und am allermeisten an Holzparenchym. Deutlich 2 Arten von Gefässen vorhanden: die Glieder der engeren, abgesehen von der Perforation der Querwände, den Gefässtracheiden ganz gleich, auch darunter gemischt vorkommend und unten zusammen mit diesen beschrieben, die weiteren, zumal durch das Fehlen der Spiralverdickungen und reichlichere Tüpfelung, ganz anders gebildet. Gefässtracheiden mit den Gefässen und dem Holzparenchym die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten und Bündel bildend. *Hier spärlicher vorhanden als bei C. Laburnum.* Libriformfasern die Grundmasse des Holzes bildend; nicht in radialen Reihen. Holzparenchym zumal an der Oberfläche der

bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten und Bündel und *zwischen den Libriformfasern zerstreut; etwas reichlicher als bei C. Laburnum.* Das der Schichten und Bündel zumal paratracheal; *das zwischen den Libriformfasern zerstreute ziemlich reichlich, reichlicher als bei C. Laburnum.* Grösstenteils aus Ersatzfasern bestehend; die Holzparenchymfasern aus 2 Zellen bestehend. Markstrahlen *sehr zahlreich;* grosse und kleine. [1]) Die kleinen reichlicher als die grossen. *Grosse und kleine Markstrahlen übrigens gleich. Alle Markstrahlen an ihrer Anfangsstelle 1-schichtig, nach aussen zu breiter werdend, bis 4-schichtig.* Unter den kleinen sehr viele in dem primären Xylem oder im innersten sekundären Xylem in der Nähe des Markes anfangend und übrigens nicht von den grossen verschieden. *Die 1-schichtigen 2 bis 10, gewöhnlich ungefähr 5 Zellen hoch; die breiteren bis 30, sehr oft 15 bis 20 Zellen hoch. Seitlich voneinander getrennt durch 2 bis 8, gewöhnlich 4 oder 5 Libriformfaserschichten.* Die Zellen grösstenteils

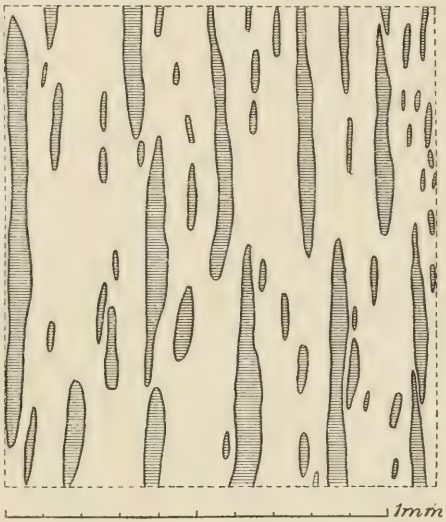


Fig. 4. *Cytisus purpureus.* Tangentialschnitt. Nur die Markstrahlen eingezeichnet.

1) Im Sinne de Barys. Vergl. Anat. 1877. 472; man vergleiche übrigens Zijlstra. Die Gestalt der Markstrahlen im sek. Holze. Recueil d. Travaux bot. Néerlandais. Vol. V. 1908. 20.

liegend; die der oberen und unteren Reihen sehr oft in radialer Richtung kürzer als sonst und bisweilen aufrecht, zumal auf den Zonengrenzen und wo die Markstrahlen an die bei den Gefässen beschriebenen Schichten und Bündeln grenzen. Hüllzellen bisweilen vorhanden. Bisweilen auf Tangentialschnitten 2 oder 3 Markstrahlen in vertikaler Richtung übereinander stehend und in dieser Richtung voneinander getrennt durch nur 1 bis 3 Schichten schief laufender Elemente.[1])

Beschreibung der Elemente.

I. **Gefässe.** Die vereinzelt liegenden R. *5—40 μ*, T. *10—40 μ*; die der Gruppen R. *5—50 μ*, T. *10—50 μ*; die Gefässglieder L. 30—100, sehr oft ungefähr 70 μ. Die engsten Gefässe ganz den Gefässtracheiden gleich; für die Beschreibung dieser Gefässe vergleiche man daselbst. Die übrigen Gefässe elliptische und Kreiszylinder, gegenseitig abgeplattet wo sie aneinander grenzen. Querwände gewöhnlich fast horizontal oder nur sehr wenig schief geneigt; rundlich oder oval perforiert. Die Ränder der Perforationen oft deutlich hoftüpfelähnlich: *die stehen gebliebenen Ringe breit.* Wände dick 1,5 μ wo sie aneinander grenzen, übrigens 1 bis 1,5 μ; verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % bisweilen etwas grünblau; — mit zahlreichen spaltenförmigen Hoftüpfeln wo sie aneinander grenzen; die Hoftüpfel bisweilen kombiniert; Siebtüpfelstruktur deutlich; die Höfe nur durch schmale Wandpartien voneinander getrennt und dann 4- bis 6-eckig, oder weiter voneinander entfernt und dann rund oder quergestellt elliptisch, 4 μ in Durchmesser, oder 3 auf 4 μ; die Kanäle spaltenförmig und quer gestellt; — mit Hoftüpfeln wo sie an Gefässtracheiden grenzen; — ohne Tüpfel wo sie an Libriformfasern grenzen; — mit

1) Man vergleiche Zijlstra. l. c. 30.

spaltenförmigen einseitigen Hoftüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; bei den Markstrahlzellen die Tüpfel reichlicher als bei den Holzparenchymzellen; übrigens die einseitigen Hoftüpfel den zweiseitigen gleich. Auf der Innenseite der Wände der engsten Gefässe spiralige Wandverdickungen vorhanden wie bei den Gefässtracheiden.

II. **Gefässtracheiden.** R. 5—12 μ, T. 10—18 μ, L. 65—150, ziemlich oft 80—100 μ; 4- bis 10-seitig. In einzelnen Fällen an einem Ende perforiert. Wände dick 1,5 bis 2 μ; verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % bisweilen etwas grünblau; — mit spaltenförmigen Hoftüpfeln wo sie an Gefässe grenzen; — mit spaltenförmigen Hoftüpfeln zwischen den spiraligen Verdickungen wo sie aneinander grenzen; die Hoftüpfel weniger zahlreich als bei den Gefässen; Siebtüpfelstruktur deutlich; die Höfe quer gestellte Ellipse, z. B. 2 auf 4 μ, 2 auf 5 μ, 3 auf 6 μ; die Kanäle spaltenförmig und quer gestellt; — ohne Tüpfel wo sie an Libriformfasern grenzen; — mit spaltenförmigen einseitigen Hoftüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; die einseitigen übrigens ungefähr wie die zweiseitigen. Auf der Innenseite der Wände rechtsläufige spiralige Wandverdickungen. Intercellularräume fehlend.

III. **Libriformfasern.** R. 15—20 μ, T. 8—14 μ, L. 250—600, gewöhnlich ungefähr 500 μ; 5- bis 10-seitig. Wände dick 4 bis 5 μ, das Lumen oft klein. Bei allen Libriformfasern eine sehr dicke Gallertschicht, oft mit deutlicher Schichtung, vorhanden; diese Gallertschicht nicht oder nur sehr wenig verholzt und in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % blau gefärbt, der übrige Wandteil verholzt und in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % gelbbraun gefärbt; — ohne Tüpfel wo sie an Gefässe und an Gefässtracheiden grenzen; — mit sehr spärlichen sehr kleinen einfachen

Tüpfeln wo sie aneinander grenzen; die Tüpfel nur auf den Radialwänden *und gewöhnlich einige in einer Längsreihe übereinander stehend;* — mit etwas zahlreicheren Tüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; diese Tüpfel den anderen gleich. Intercellularräume und Inhalt fehlend.

IV. **Holzparenchymzellen.** R. 7—12 μ, T. 8—12 μ, L. 60—70 μ; die unmittelbar an Gefässe grenzenden Zellen bisweilen um die Gefässe in die Quere gezogen, z. B. tief 6 μ, breit 17 μ. Alle Zellen 4- bis 8-seitige Prismen mit längsgerichteter Achse. Wände dick 1 μ, im äusseren Teil der Zuwachszonen oft bis 2 μ; verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % die inneren Schichten etwas grünlich blau; — mit einseitigen Hoftüpfeln wo sie an Gefässe und an Gefässtracheiden grenzen, man sehe die Beschreibung der Gefässe und der Gefässtracheiden; — mit einfachen Tüpfeln wo sie an Libriformfasern grenzen, man sehe die Beschreibung der Libriformfasern; — mit einfachen Tüpfeln wo sie aneinander, an Ersatzfasern und an Markstrahlzellen grenzen; die Tüpfel gruppenweise auf den Radialwänden und am reichlichsten auf den Radialwänden der zugespitzten Enden. Intercellularräume fehlend. Zellinhalt: die Zellen gewöhnlich mehr oder weniger ganz gefüllt mit kleinen, einfachen Stärkekörnern.

V. **Ersatzfasern.** L. 70—140 μ. Man vergleiche übrigens die Holzparenchymzellen.

VI. **Markstrahlzellen.**

1. **Liegende.** R. *20—45* μ, T. 8—13 μ, L. 10—20 μ; die Zellen, wo die Markstrahlen an die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten und Bündel grenzen, in radialer Richtung kürzer und in tangentialer Richtung etwas breiter als sonst. Alle Zellen 4- bis 8-seitige Prismen mit radial gerichteter Achse und abgerundeten radialen Kanten. Die Tangentialwände oft schief zu den radialen stehend.

Wände dick *gewöhlich 1 μ, zuweilen bis 2 μ*, die tangentialen 1,5 bis 2 μ; verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % die inneren Schichten etwas grünlich blau; — man vergleiche für die Tüpfel die Beschreibung der Holzparenchymzellen; die einfachen Tüpfel wo sie an Markstrahlzellen grenzen klein, am reichlichsten auf den Tangentialwänden und auf den anderen Wänden oft in radialen Reihen und auf die Intercellularräume hinzielend. Bei den 1-schichtigen Markstrahlen in sehr einzelnen Fällen auf den Radialwänden der Zellen einfache Tüpfel, welchen keine Tüpfel auf den angrenzenden Libriformfaserwänden entsprechen. Intercellularräume in radialer Richtung immer, in tangentialer Richtung ziemlich oft vorhanden wo die Zellen aneinander grenzen; in radialer Richtung immer, in der Längsrichtung bisweilen vorhanden wo sie an Libroformfasern, Ersatzfasern und Holzparenchymzellen grenzen. Zellinhalt: die Zellen gewöhnlich mehr oder weniger ganz gefüllt mit kleinen einfachen Stärkekörnern.

2. **Aufrechte.** R. 10—30 μ, T. 8—20 μ, L. 25—90 μ. Intercellularräume zwischen diesen Zellen und den Libriformfasern, Ersatzfasern oder den Holzparenchymzellen gewöhnlich fehlend. Man sehe übrigens die liegenden Zellen.

CYTISUS ADAMI ×,

Poit, in Ann. Soc. Hort. Par. VII. 501.

Literatur. Man vergleiche bei *C. Laburnum.*

Material. Siebenjähriger Ast von 12.5 mm in Durchmesser, gesammelt 16 April 1910 und in Alkohol von 96 % aufbewahrt.

Präparate. Quer-, Radial- und Tangentialschnitte; Mazerationspräparat.

Reagentien. Wasser, Glycerin, Jodjodkalium, Phloro-

glucin u. Salzsäure, Jodjodkalium u. Schwefelsäure 66 %, Schulzes Mazerationsgemisch.

Mikrographie.

Topographie. Man vergleiche Fig. 5 und 6.

Zuwachszonen deutlich. Die Zonengrenzen unscharf bis scharf und *zwischen je zwei Markstrahlen auf dem Querschnitt nach innen gebogen, und zwar stärker als bei C. Laburnum.* Der innerste Teil jeder Zuwachszone gebildet von einer aus Gefässen, Gefässtracheiden und Holzparenchym bestehenden Schicht; der äusserste Teil von einer ähnlichen Schicht oder von nur einer einzigen Schicht von Elementen, und zwar grösstenteils Holzparenchym- oder Ersatzfasern mit nur wenigen Gefässtracheiden und Gefässtracheidähnlichen Gefässen. In den Schichten der innersten Teile die Gefässe die Grundmasse bildend — *in radialer Richtung 1 bis 4 gewöhnlich 3 vorhanden* — die Gefässtracheiden in ziemlich geringer Zahl, das Holzparenchym zumal auf der nach dem Kambium gekehrten Seite. In den ähnlichen Schichten

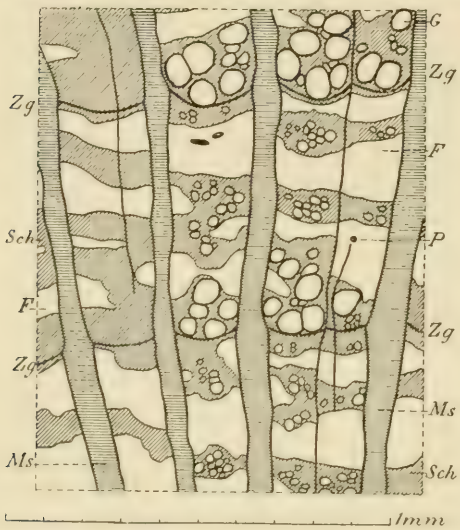


Fig. 5. *Cytisus Adami.*

Querschnitt. Zg Zonengrenze; Sch die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten aus Gefässen, Gefässtracheiden und Holzparenchym bestehend; G Gefässe, nur in zwei Bändern zwischen 2 breiteren Markstrahlen eingezeichnet; F Libriform; P das zwischen den Libriformfasern zerstreute Holzparenchym; Ms Markstrahlen.

der äussersten Teile die Gefässtracheiden die Grundmasse bildend, die Gefässe in ziemlich geringer Zahl, das Holzparenchym hauptsächlich auf der Innenseite. Gefässe ohne spiralige Wandverdickungen in diesen äussersten Schichten nur in einiger Entfernung von den Zonengrenzen vorhanden. Auch sonst in den Zuwachszonen die Gefässe mit den Gefässtracheiden und dem Holzparenchym sich in tangentialer Richtung mehr oder weniger weit erstreckende Schichten bildend und auch noch wenige kleinen Bündel. Die Schichten in tangentialer Richtung oft unterbrochen oder blind endigend, bisweilen zwei miteinander verschmelzend oder 2 durch eine ebensolche schief oder radial laufende Schicht miteinander verbunden. Die Gefässtracheiden und ziemlich oft auch das Holzparenchym von innen nach aussen in den Zuwachszonen reichlicher; die Elemente in den Schichten oft in radialen Reihen. In einzelnen Schichten bisweilen auch einige Libriformfasern vorhanden. Die kleinen Bündel auf Querschnitten aus 1 oder 2 Gefässen und einigen anderen Elementen bestehend. In den Zuwachszonen die Querdurchmesser der Gefässe, Gefässtracheiden, Libriformfasern, Holzparenchymzellen und Ersatzfasern von innen nach aussen kleiner werdend; *die Querdurchmesser der Gefässe ausserhalb der innersten Schicht der Zuwachszonen plötzlich viel kleiner, selbst in stärkerem Masse als bei C. Laburnum.* Auf den Zonengrenzen die Markstrahlzellen in radialer Richtung kürzer und in tangentialer Richtung etwas breiter als sonst. Stockwerkartiger Aufbau *sehr deutlich, die Gefässglieder, Gefässtracheiden, Holzparenchymfasern, Ersatzfasern und niedrigen kleinen Markstrahlen sehr deutlich etagenförmig angeordnet.* Gefässe mit den Gefässtracheiden und dem Holzparenchym die oben beschriebenen tangentialen Schichten bildend; vereinzelt liegend und gruppenweise. Die Gruppen reichlicher als die vereinzelt liegenden und aus verschieden

geordneten Gefässen aufgebaut. Auf Querschnitten die Gefässe ziemlich oft auf einer radialen Seite an Markstrahlen grenzend; übrigens aneinander, an Gefässtracheiden, Libriformfasern und am meisten an Holzparenchym. Deutlich 2 Arten von Gefässen vorhanden; die Glieder der engeren, abgesehen von der Perforation der Querwände, den Gefässtracheiden ganz gleich, auch darunter gemischt vorkommend und unten zusammen mit diesen beschrieben, die der weiteren, zumal durch das fast immer Fehlen der Spiralverdickungen ganz anders gebildet. Gefässtracheiden mit den Gefässen und dem Holzparenchym die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten bildend, *hier reichlicher vorhanden als bei C. purpureus.* Libriformfasern gewöhnlich die Grundmasse des Holzes bildend, *nur in einigen Fällen nicht, zumal bei grosser Dicke der obengenannten innersten Schicht der Zuwachszonen;* nicht in radialen Reihen. Holzparenchym zumal an der Oberfläche der bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten und in den an Markstrahlen grenzenden Teilen; *das zwischen den Libriformfasern zerstreute nicht oder nur äusserst spärlich vorhanden; etwas spärlicher*

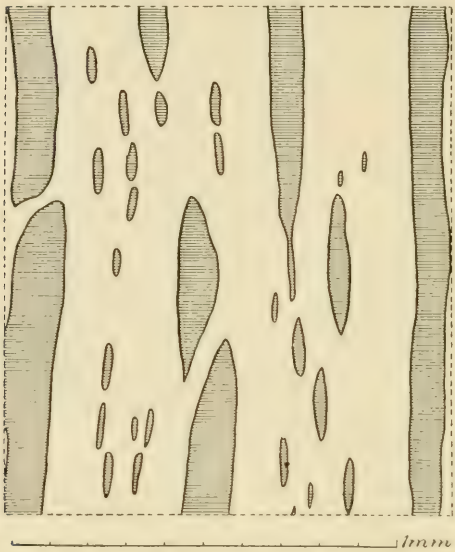


Fig. 6. *Cytisus Adami.*

Tangentialschnitt. Nur die Markstrahlen eingezeichnet.

als bei C. purpureus. Grösstenteils aus Ersatzfasern bestehend; die Holzparenchymfasern aus 2 Zellen aufgebaut. Markstralen grosse und kleine.[1]) Die kleinen reichlicher als die grossen. *Die grossen Markstrahlen an ihrer Anfangsstelle 1- und 2-, gewöhnlich 2-schichtig, nach aussen zu 4- bis 10, gewöhnlich 7-schichtig werdend; 15 Zellen bis 3,5 mm, oft 40 bis 50 Zellen hoch.* Unter den kleinen sehr viele in dem primären oder im innersten sekundären Xylem in der Nähe des Markes 1-schichtig anfangend und übrigens nicht von den grossen verschieden. *Die übrigen kleinen Markstrahlen etagenförmig angeordnet, an ihrer Anfangsstelle 1-schichtig, nach aussen zu höchstens 2-schichtig und 2 bis 6, gewöhnlich 4 oder 5 Zellen hoch;* bisweilen auch ein Markstrahl 2 Stockwerke, und dann bis 12 Zellen, hoch. *Seitlich voneinander getrennt durch 2 bis 25, gewöhnlich ungefähr 15 Libriformfaserschichten.* Die Zellen grösstenteils liegend, die der oberen und unteren Reihe oder Reihen und die auf den Radialseiten bisweilen aufrecht oder aufrechten ähnlich, zumal auf den Zonengrenzen und in den an die bei den Zuwachszonen beschriebenen Schichten grenzenden Teilen. Sehr oft auf Tangentialschnitten 2 oder 3 Markstrahlen in vertikaler Richtung übereinander stehend und in dieser Richtung voneinander getrennt durch nur 1 bis 3 Schichten schief laufender anderer Elemente.[2])

Beschreibung der Elemente.

I. **Gefässe.** Die vereinzelt liegenden und die der Gruppen R. *5—70 μ*, T. *14—70 μ*, die Gefässglieder L. 60—110 *μ*. Die engsten Gefässe übrigens ganz den Gefässtracheiden

---

1) Im Sinne de Barys. Vergl. Anat. 1877. 472; man vergleiche übrigens Zijlstra. Die Gestalt der Markstrahlen im sek. Holze. Recueil d. Travaux bot. Néerlandais. Vol. V. 1908. 20.

2) Man vergleiche Zijlstra. l. c. 30.

gleich; für die Beschreibung dieser Gefässe vergleiche man daselbst. Die weiteren Gefässe elliptische und Kreiszylinder; aneinander grenzend, gegenseitig abgeplattet. Querwände gewöhnlich fast horizontal oder nur sehr wenig schief geneigt; rundlich oder oval perforiert. Die Ränder der Perforationen bisweilen glatt; hoftüpfelähnliche fehlend. Wände dick 2,5 μ wo sie aneinander grenzen, übrigens 2 bis 2,5 μ; verholzt; — mit zahlreichen spaltenförmigen Hoftüpfeln wo sie aneinander grenzen; die Hoftüpfel bisweilen kombiniert; Siebtüpfelstruktur deutlich; die Höfe sehr oft nur durch schmale Wandpartien voneinander getrennt und dann 4- bis 6-eckig oft mit etwas abgerundeten Ecken, quer gestellt, 5 μ in Durchmesser, oder 4 auf 5 μ, oder 4 auf 6 μ, oder 4 auf 8 μ; die Kanäle quer gestellt, spaltenförmig und gewöhnlich nicht über die Höfe hinausgehend; — mit Hoftüpfeln wo sie an Gefässtracheiden grenzen; — ohne Tüpfel wo sie an Libriformfasern grenzen; — mit spaltenförmigen einseitigen Hoftüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; die einseitigen Hoftüpfel übrigens den zweiseitigen gleich. Auf der Innenseite der Wände bei den engsten Gefässen und sehr wenigen weiteren spiralige Wandverdickungen vorhanden wie bei den Gefässtracheiden.

II. **Gefässtracheiden**. R. 5—15 μ, T. 14—20 μ, L. 110—150 μ; 4- bis 10-, oft 4-seitig. Wände dick 1,5 bis 2 μ, die radialen oft etwas dicker als die tangentialen; verholzt; — mit spaltenförmigen Hoftüpfeln wo sie an Gefässe grenzen; — mit spaltenförmigen Hoftüpfeln zwischen den spiraligen Verdickungen wo sie aneinander grenzen; Siebtüpfelstruktur deutlich; die Hoftüpfel weniger zahlreich als bei den Gefässen; die Höfe quer gestellte Ellipse, z. B. 2 auf 3 μ; die Kanäle spaltenförmig und quer gestellt; — ohne Tüpfel wo sie an Libriformfasern grenzen; — wahrscheinlich mit einseitigen Hoftüpfeln wo

sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; in den beobachteten Schnitten diese Tüpfel nicht deutlich zu sehen. Auf der Innenseite der Wände rechtsläufige spiralige Wandverdickungen. Intercellularräume fehlend.

III. **Libriformfasern.** R. 10—20 μ, T. 8—12 μ, L. 475—800 μ; 5- bis 10-seitig. Wände dick 3,5 bis 5 μ, das Lumen oft klein. Bei fast allen Libriformfasern eine Gallertschicht vorhanden; diese Schicht gewöhnlich sehr dick, oft von dem übrigen Teil der Wände losgelöst, nur wenig verholzt, in Jodjodkalium und Schwefelsäure 66 % blau; der übrige Wandteil verholzt, zumal die Mittellamelle mit den Zwickeln; — ohne Tüpfel wo sie an Gefässe und an Gefässtracheiden grenzen; — mit sehr spärlichen, sehr kleinen einfachen Tüpfeln wo sie aneinander grenzen; die Tüpfel nur auf den Radialwänden und gewöhnlich einige in einer Längsreihe übereinander stehend; — mit einfachen Tüpfeln wo sie an Ersatzfasern, Holzparenchym- und Markstrahlzellen grenzen; diese Tüpfel den anderen gleich. Intercellularräume gewöhnlich fehlend, bisweilen hie und da kleine zwischen den Libriformfasern vorhanden. Inhalt fehlend.

IV. **Holzparenchymzellen.** R. 5—20 μ, T. 10—20 μ, L. 60—100, gewöhnlich ungefähr 70 μ; die unmittelbar an Gefässe grenzenden Zellen oft um die Gefässe in die Quere gezogen, tief 6—10 μ, breit 12—20 μ. Alle Zellen 4- bis 8-seitige Prismen mit längsgerichteter Achse. Wände dick 1 μ, im äusseren Teil der Zuwachszonen oft bis 1,5 μ, verholzt; — mit einseitigen Hoftüpfeln wo sie an Gefässe und an Gefässtracheiden grenzen, man sehe die Beschreibung der Gefässe und der Gefässtracheiden; — mit einfachen Tüpfeln wo sie an Libriformfasern grenzen, man sehe die Beschreibung der Libriformfasern; — mit einfachen Tüpfeln wo sie aneinander, an Ersatzfasern und

an Markstrahlzellen grenzen, die Tüpfel ziemlich spärlich auf den Tangentialwänden, ziemlich reichlich auf den Quer- und Radialwänden, am reichlichsten auf den Radialwänden der zugespitzten Enden, auf den Radialwänden oft gruppenweise. Intercellularräume fehlend. Zellinhalt: die Zellen gewöhnlich mehr oder weniger ganz gefüllt mit kleinen einfachen oder 2- und 3-adelphischen Stärkekörnern.

V. **Ersatzfasern.** L. 95—190, gewöhnlich 130—140 μ. Man vergleiche übrigens die Holzparenchymzellen.

VI. **Markstrahlzellen.**

1. **Liegende.** R. *30—70* μ, T. 10—20 μ, L. 10—22 μ; die aufrechten ähnlichen, z. B. R. 20 μ, L. 15—20 μ, R. 30—40 μ, L. 30 μ; die Zellen auf den radialen Seiten der Markstrahlen und die der kleinen Markstrahlen oft etwas kürzer in radialer Richtung und etwas breiter als die anderen. Alle Zellen 4- bis 8-seitige Prismen mit radial gerichteter Achse und abgerundeten radialen Kanten. Die Tangentialwände oft schief zu den radialen gerichtet. Wände dick *1 bis 2, gewöhnlich 1,5* μ, die tangentialen oft noch etwas dicker, gewöhnlich die Wände um so dicker je kürzer die Zellen in radialer Richtung sind; verholzt: — man vergleiche für die Tüpfel die Beschreibung der Holzparenchymzellen; die einfachen Tüpfel wo sie an Markstrahlzellen grenzen klein, am reichlichsten auf den Tangentialwänden und auf den anderen Wänden gewöhnlich in radialen Reihen und auf die Intercellularräume hinziehend. Intercellularräume in radialer Richtung immer vorhanden wo Markstrahlzellen aneinander grenzen, nur bisweilen vorhanden wo die Zellen an Libriformfasern grenzen, fehlend wo sie an Holzparenchymzellen und Ersatzfasern grenzen. Zellinhalt wie der der Holzparenchymzellen.

2. **Aufrechte.** R. 15—25 μ, T. 10—20 μ, L. 25—65 μ. Man sehe übrigens die liegenden Zellen.

Das Holz der innersten Zuwachszone von Cytisus Adami, C. Laburnum und C. Purpureus.

Dieses Holz bei allen 3 Species verschieden im Bau von dem ausführlich beschriebenen Holze der äusseren Zuwachszonen. Die Abweichungen bei allen 3 Species in derselben Richtung gehend.

Die Gefässe, Gefässtracheiden und Libriformfasern hier keine tangentialen Schichten bildend oder nur im äussersten Teil der Zuwachszone, aber Bündel gewöhnlich mit dem grössten Querdurchmesser in radialer Richtung; in dem inneren Teil der Zuwachszone die Gefässtracheiden in diesen Bündeln wenig zahlreich.

Das Libriform hier einen etwas grösseren Teil des Holzes bildend.

Die Markstrahlzellen kürzer in radialer Richtung und dadurch viele Zellen aufrecht.

TABELLE

DER IN DEN BESCHREIBUNGEN VORKOMMENDEN MASSE.

	Laburnum.	*Purpureus.*	*Adami.*
1. Gefässe.			
vereinzelte	R. 7–50 μ T. 12–50 „	5–40 μ 10–40 „	5–70 μ 14–70 „
der Gruppen	R. 7–80 „ T. 12–80 „	5–50 „ 10–50 „	5–70 „ 14–70 „
Gefässglieder	L. 100–150 „	30–300, oft 70 μ	60–110 „
Wanddicke wo sie aneinander grenzen	2,5 μ	1,5 μ	2,5 μ
übrigens	1,5–2 μ	1–1,5 μ	2–2,5 μ
Diameter der Hoftüpfel, wo Gefässe aneinander grenzen	4 oder 3 auf 4 μ	4 oder 3 auf 4 μ	5 oder 4 auf 5 μ
2. Gefässtracheiden . .	R. 7–18, gew. 15 „ T. 12–16, „ 15 „ L. 120–160 μ	5–12 μ 10–18 „ zieml. oft 80–100 μ	5–15 μ 14–20 „ 110–150 „
Wanddicke	1,5 μ	1,5–2 μ	1,5–2 „
Diameter der Hoftüpfel . .	z. B. 2,5 auf 4 μ	z. B. 2 auf 4, 2 auf 5, 3 auf 6 μ	z. B. 2 auf 3 μ
3. Libriformfasern . .	R. u. T. 9–15 „ L. 400–500 „	R. 15–20 μ T. 8–14 „ 250–600, gew. 500 μ	R. 10–20 „ T. 8–12 „ 475–800 μ
Wanddicke	4–5 μ	4–5 μ	3,5–5 μ
4. Holzparenchymzellen	R. 6–12 μ T. 10–18 „ L. 65–85 „	7–12 „ 8–12 „ 60–70 „	5–20 „ 10–20 „ 60–100, gew. 70 μ
Wanddicke	1 μ	1 μ 2 μ im äuss. Teil d. Zuwachszonen	1–1,5 μ
5. Ersatzfasern	L. 130–170 „	70–140 μ	95–190, gew. 130–140 μ
6. Markstrahlzellen			
Liegende	R. 25–80 „ T. 6–20 „ L. 10–20 „	20–45 „ 8–13 „ 10–20 „	30–70 μ 10–20 „ 10–22 „
Wanddicke	1,5–2 μ	1, zuw. bis 2 μ	1–2, gew. 1,5 μ
die tangentialen Wände .	bis 3,5 „	1,5–2 μ	—
Aufrechte	R. 18–25 „ T. 8–20 „ L. 25–120 „	10–30 „ 8–20 „ 25–90 „	15–25 μ 10–20 „ 25–65 „

Aus dieser Tabelle geht das nachfolgende hervor.

Eine Vergleichung der für *C. Laburnum* und *C. purpureus* verzeichneten Zahlen lehrt, dass die Dimensionen der Elemente in 15 Fällen für beide Pflanzen gleich sind, in nur 3 Fällen grösser bei *C. purpureus*, aber in 34 Fällen grösser bei *C. Laburnum*. Auch wenn man nicht ausser Acht lässt, dass zufälligerweise der in der Beschreibung bevorzugte Jahresring bei *C. purpureus* etwas mehr dem Marke genähert, das heisst älter war und also wahrscheinlich etwas zu niedrige Werte ergab, bleibt doch der Schluss gestattet dass im allgemeinen die Dimensionen der Elemente bei *C. Laburnum* grösser sind.

Eine Vergleichung der Zahlen für *C. Adami* und *C. purpureus* lehrt, dass die Dimensionen in 14 Fällen für beide dieselben sind, in nur 8 Fällen grösser bei *C. purpureus*, aber in 32 Fällen grösser bei *C. Adami*. Die Elemente der letzteren Pflanze haben also auch bedeutendere Dimensionen.

Bei einer Vergleichung der Zahlen für *C. Laburnum* und *C. Adami* zeigt sich, dass die Dimensionen in 10 Fällen für beide dieselben sind, in 22 Fällen sind sie grösser bei *C. Adami*, in 19 Fällen grösser bei *C. Laburnnm*. Durchschnittlich haben also die Elemente bei *C. Laburnum* und und *C. Adami* dieselbe Grösse. [1])

Die bis jetzt gegebenen Beschreibungen enthalten eigentlich alles was wir über den anatomischen Bau des Holzes von *Cytisus Adami* und seiner Komponente mitzuteilen haben.

Dennoch glauben wir einige erläuternden Bemerkungen über die erhaltenen Resultate hinzufügen zu müssen,

---

1) Dass die Summen der Zahlen in den drei Fällen nicht genau stimmen, rührt daher dass hin und wieder einige Angaben nicht recht vergleichbar sind.

weil solche im Linnéschen Stile gehaltenen Beschreibungen jetzt bei den Anatomen nicht gerade beliebt sind, ja selbst manchen modernen Botaniker sie zu lesen nicht zugemutet werden darf.

Wir werden dabei als Hauptresultat voranstellen, dass das Holz von *Cytisus Adami* sich in allen wesentlichen Punkten als *Laburnum*holz aus Rückschlagszweigen von *C. Adami* hat erkennen lassen. Es zeigt keine Merkmale, welche auf eine mittlere Stellung zwischen *C. Laburnum* und *C. purpureus* hinweisen könnten.

In erster Linie kommt es also darauf an die Merkmale festzustellen in denen *Cytisus Laburnum* und *C. purpureus* verschieden sind. Zuvor aber werden wir einige Merkmale ins Auge fassen, welche, wie in der Einleitung schon gesagt, keinen systematischen Wert haben, obgleich sie in den Beschreibungen deutlich verschieden sind. Es sind das Merkmale von denen es bekannt ist, dass sie sich oft in dem Holze desselben Baumes an verschiedenen Stellen verschieden verhalten können. Bei dem beschränkten in dieser Untersuchung zur Verfügung stehenden Material war es nicht immer möglich solche Stellen aufzufinden, sodass in den Beschreibungen hie und da Unterschiede vorkommen, von denen nicht mit Sicherheit angenommen werden darf, dass sie für unseren Zweck Bedeutung haben. Diese Unterschiede wurden auch in den Beschreibungen nicht durch Kursivierung hervorgehoben. Die hauptsächlichsten sind die folgenden:

1. Das Fehlen oder Vorkommen der Gallertschicht in den Libriformfasern. Bei *C. purpureus* ist dieselbe fast in allen Libriformfasern zu finden, bei *C. Laburnum* viel weniger. Potter[1]) hat schon über die Verbreitung der

1) Potter. On the occurence of cellulose in the xylem of woody stems. Ann. o. Bot. Vol. 18. 1904.

Gallertschicht einiges mitgeteilt, und auch unsere Erfahrung bei der Bearbeitung des Holzbuches hat uns davon überzeugt, dass es sich hier keineswegs um ein systematisch wichtiges Merkmal handelt, wenn dieses Verhalten auch vielleicht vom physiologischen Gesichtspunkte aus betrachtet, Bedeutung hat.

2. Der periodische Verlauf einiger Merkmale, welcher das zustandekommen der Zuwachszonen bedingt, verhält sich bei unseren Pflanzen verschieden. Bei *C. Laburnum* werden die Elemente in den Zuwachszonen nach aussen zu regelmässig dünner, so dass das Maximum der Periode mit der inneren Zonengrenze zusammenfällt. Bei *C. purpureus* fängt der Zuwachs mit dünneren Elementen an, die bald dicker werden, so dass das Maximum der Periode noch ziemlich in der Nähe der inneren Zonengrenze liegt; dann folgt eine Abnahme der Dimensionen und die im Herbste schliesslich gebildeten dünneren Elemente sind viel dünner als die des ersten Frühjahrs.

Nach unseren Erfahrungen findet man den zuletzt beschriebenen Verlauf der Periode, und zwar oft sehr deutlich ausgesprochen, bei sehr vielen tropischen Holzarten und ist dieses Verhalten gewiss in mancher Hinsicht interessant. Es ist aber nicht möglich demselben einen grossen systematischen Wert beizumessen aus dem einfachen Grunde, dass wir sehr oft in demselben Holzmuster Zuwachszonen gefunden haben, welche sich in der oben beschriebenen Weise verschieden verhielten.

3. Bei *Cytisus Adami* fanden wir gelegentlich Markstrahlen welche sich durch zwei Etagen des Holzes erstreckten. Bei *C. Laburnum* wurden solche nicht beobachtet. Dieser Unterschied der Beobachtungen ist wahrscheinlich dem Zufall zuzuschreiben.

Wir gehen jetzt über zu einer kurzen Rekapitulation

der Unterschiedsmerkmale zwischen *C. Laburnum* und *C. purpureus*, welche nach unserer Erfahrung wirklichen systematischen Wert beanspruchen.

1 *a*. Die Grenzflächen zwischen den Zuwachszonen sind bei *C. Laburnum* zwischen je zwei Markstrahlen sehr deutlich in der Querrichtung nach innen gebogen. Dasselbe findet man bei *C. purpureus* viel weniger oder auch nicht.

1 *b*. Etagenbau des Holzes findet man sehr deutlich bei *C. Laburnum*, während derselbe bei *C. purpureus* fehlt oder nur angedeutet ist.

Diesem Merkmal messen wir einigen Wert bei, obgleich wir bei der Bearbeitung des Holzbuches oft erfahren haben, dass das eine Holzmuster einer Species den Etagenbau zeigte, das andere derselben Species nicht.

Aber es fällt hier der Umstand ins Gewicht, dass alle bis jetzt untersuchten javanischen *Papilionaceen*hölzer in dieser Hinsicht ein konstantes Verhalten und zwar stets einen deutlichen Etagenbau zeigen. Dadurch bekommt die Tatsache des Fehlens der Stockwerke bei *C. purpureus* einen höheren Wert, umsomehr weil, wie gesagt, dieses Fehlen noch bei einem zweiten Muster eines anderen Baumes festgestellt wurde.

1 *c*. Die Gefässtracheiden sind reichlicher vorhanden bei *C. Laburnum* als bei *C. purpureus*.

1 *d*. Das zwischen den Libriformfasern zerstreute Holzparenchym ist bei *C. Laburnum* etwas spärlicher vorhanden als bei *C. purpureus*.

1 *e*. Die Markstrahlen sind in mehreren und zwar den nachfolgenden Merkmalen verschieden.

2 *a*. Die Anzahl der Markstrahlen pro q mm der Tangentialfläche ist bei *C. Laburnum* kleiner als bei *C. purpureus*.

2 *b*. Die Dimensionen der Markstrahlen sind verschieden und bei *C. Laburnum* im allgemeinen bedeutender, denn:

3 *a*. die Markstrahlen sind bei *C. Laburnum* bis 9-schichtig, bei *C. purpureus* nur bis 4-schichtig.

3 *b*. die Höhe verhält sich wie folgt: bei *C. Laburnum* beträgt sie bei sehr vielen Markstrahlen von 20 Zellen bis 2,5 mm, bei den übrigen 2 bis 15, gewöhnlich 4 bis 6 Zellen, bei *C. purpureus* nur bis 30, sehr oft 15 bis 20 Zellen, während auch viel kleinere oft vorkommen.

2 *c*. Die grossen Markstrahlen im Sinne de Barys liefern bei *C. Laburnum* im späteren Holze nur Markstrahlen von bedeutenderen Dimensionen, während sie bei *C. purpureus* entweder solche mit bedeutenden oder auch mit geringen Dimensionen bilden können.

Die kleinen Markstrahlen im Sinne de Barys zeigen aber bei beiden Arten dasselbe Verhalten; sie liefern später sowohl Markstrahlen von grösseren wie von kleineren Dimensionen; die letzteren haben dann aber bei *C. Laburnum* Anteil an den Etagenbau.

2 *d*. Die Entfernung der Markstrahlen voneinander in tangentialer Richtung beträgt bei *C. Laburnum* 2 bis 25, gewöhnlich 10 bis 15 Libriformfaserschichten; bei *C. purpureus* aber nur 2 bis 8, gewöhnlich 4 oder 5 solcher Schichten.

1 *e*. Die Querdurchmesser der Gefässe sind bei *C. Laburnum* im Mittel grösser als bei *C. purpureus*.

1 *f*. Die stehen gebliebenen Ringe der durchlöcherten Gefässquerwände sind bei *C. Laburnum* schmäler als bei *C. purpureus*.

1 *g*. Die liegenden Markstrahlzellen sind bei *C. Laburnum* in radialer Richtung länger als bei *C. purpureus*.

1 *h*. Die Wände der Markstrahlzellen sind bei *C. Laburnum* dicker als bei *C. purpureus*.

Wenn auch als Hauptresultat dieser Arbeit festgestellt werden konnte, dass *C. Adami Laburnum*holz besitzt, so

wurden andererseits auch einige Merkmale gefunden, in denen diese beiden Hölzer sich unterscheiden.

1. Die aus Gefässen, Gefässtracheiden und Holzparenchym gebildete innerste Schicht der Zuwachszonen ist bei *C. Adami* dicker als bei *C. Laburnum.*

2. Die Gefässe werden bei beiden Pflanzen ausserhalb der soeben genannten Schicht plötzlich viel enger. Bei *C. Adami* ist dieser Unterschied zwischen weiteren und engeren Gefässen aber viel bedeutender.

Man sieht also dass in diesen beiden Fällen Merkmale, welche sowohl *C. Laburnum* als *C. purpureus* zukommen, bei *C. Adami* in stärkerem Grade auftreten können.

Noch wichtiger ist es, dass bei *C. Adami* auch ein Merkmal, welches *C. Laburnum* zukommt, aber bei *C. purpureus* ganz oder fast ganz fehlt, entschieden deutlicher hervortritt, nämlich die oben erwähnte Biegung nach innen der Grenzflächen zwischen den Zuwachszonen. Das kommt bei *C. Adami* in stärkerem Masse als bei *C. Laburnum* vor.

Fälle wie die hier beschriebenen sind bekanntlich auch bei geschlechtlichen Hybriden gefunden worden.

SEPTEMBER 1911.

Notiz über das Vorkommen von Dipsacan bei den Dipsaceae

von

TINE TAMMES.

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

In einer Arbeit über das Dipsacan [1]) vor drei Jahren in dieser Zeitschrift publiziert, habe ich mitgeteilt dass dieses Chromogen in allen untersuchten Spezies verschiedener Genera der Familie der *Dipsaceae* vorkommt. In allen untersuchten etwa 80 Spezies aus anderen Familien der *Angiospermen* hingegen fehlte das Dipsacan vollkommen. Nur *Scaevola*-arten zu den *Goodeniaceae*, einer der *Dipsaceae* nahe stehenden Familie gehörend, erwiesen sich als dipsacanhaltend. Hieraus habe ich geschlossen, dass der Besitz von Dipsacan ein die Familie der *Dipsaceae* charakterisierendes Merkmal ist, dass dem Vorkommen dieses Chromogens also einigen systematischen Wert beigemessen werden muss. Diese systematische Bedeutung des Dipsacans nun ergibt sich noch deutlicher aus dem Folgenden.

Meine Untersuchung der *Dipsaceen*genera, welche, wie gesagt, ergab, dass alle Spezies Dipsacan führen, war aber

1) Dipsacan und Dipsacotin, ein neues Chromogen und ein neuer Farbstoff der *Dipsaceae*. Rec. des Trav. botan. Néerl. Vol. V, 1908, p. 51.

damals keine vollständige. Es fehlte das Genus *Morina*. Zur Zeit meiner Untersuchung standen mir keine Samen zur Verfügung, wenigstens keine Samen von denen ich vollkommen sicher war, dass dieselben wirklich von einer *Morina*-art stammten. Später aber habe ich eine Spezies, nämlich *Morina longifolia* Wall. kultiviert. Die Untersuchung dieser Pflanzen hat ergeben, dass das Dipsacan in derselben nicht vorkommt, weder die Blätter, noch der Stengel, die Blüte und die Wurzel enthalten das Chromogen und auch die Keimpflanze zeigt nicht die geringste Spur desselben.

Diese Erscheinung ist nun deshalb wichtig, weil van Tieghem[1], infolge seiner vergleichenden Studien über die *Dipsaceae*, auf den grossen Unterschied zwischen dem Genus *Morina* einerseits und den übrigen Genera der *Dipsaceae* anderseits hinweist. Aus seinen Untersuchungen hat sich ergeben, dass *Morina* in mehreren, systematisch wichtigen Merkmalen von Inflorescenz, Blüte, Frucht und Samen bedeutend von allen anderen *Dipsaceae* abweicht. Er schlägt darum vor das Genus *Morina* von der Familie der *Dipsaceae* zu trennen. Ob dasselbe in eine gesonderte Familie, die *Morinaceae*, neben die *Valerianaceae* gestellt, oder diesen letzten hinzugefügt werden soll, lässt von Tieghem vorläufig unentschieden, obgleich nach ihm ersteres vielleicht den Vorzug verdient.

Aus dem Vorhergehenden aber ergibt sich, dass ein gewisser Zusammenhang besteht zwischen dem Vorkommen von Dipsacan und dem Vorhandensein eines bestimmten Merkmalskomplexes, welches das charakterisierende der Familie der *Dipsaceae* bildet.

Groningen, am 25. Oct. 1911.

1) Ph. van Tieghem. Remarques sur les *Dipsacacées*. Ann. d. Sciences nat. Sér. 9, T. 10, 1909, p. 148.

Eine Heveablattkrankheit in Surinam

von

J. KUYPER.

(Mit Tafel VI und VII).

In den jungen *Hevea*pflanzungen in Niederländisch-Guyana wurden verschiedene Krankheitssymptome beobachtet an Blättern, Blattstielen und Stengeln; es zeigte sich, dass alle diese Erscheinungen von einem und demselben Krankheitserreger verursacht wurden.

Schon im Jahresbericht des „Departement van Landbouw in Suriname" 1910 lenkte Herr Drost, Assistent an der Versuchsstation, die Aufmerksamkeit auf diese Krankheit; er spricht von einer *Ramularia*art; doch wird es sich zeigen, dass wir es hier wahrscheinlich mit einem *Fusicladium* zu tun haben.

Herr Drost gab mir übrigens wertvolle Anweisungen über Vorkommen usw., wofür ich ihm hier freundlichst danke.

Die Krankheit tritt in verschiedenen Formen auf. Im ersten Stadium zeigen die jungen, nur seit drei bis fünf Tagen entfalteten Blätter einigermassen durchsichtige, olivengrüne oder schwarzgrüne Flecken, die bisweilen so zahlreich sind, dass das ganze Blatt schwärzlich wird, welkt und zusammenschrumpft. Die Spitzen der jungen

schwerbefallenen Pflänzchen zeigen uns bisweilen nur noch einige solchen schwarzen, abgestorbenen Blätter; man findet Zuchtbeeten, auf denen fast jede Pflanze vom Pilz ergriffen ist und die meisten Blätter grössere oder kleinere Flecken haben. Oft aber vertrocknen nur kleinere Teile der Blätter: die Krankheit bleibt auf die zuerst entstandenen Flecken beschränkt.

*Hevea*blätter nämlich wachsen sehr schnell und es scheint mir, als wäre der Pilz nicht im stande sich auf ältere Gewebspartien auszubreiten: die ursprünglichen Flecken sterben ab, der mittlere Teil wird gelb, fällt oft aus, sodass durchlöcherte Blätter entstehen: am Rande dieser Löcher entwickeln sich jetzt kleine schwarze Körperchen, die oft so zusammengedrängt sitzen, dass sie einen geschlossenen Ring bilden. (Taf. VI, Fig. 1).

Diese Form wird am meisten beobachtet, auch an älteren Bäumen; ich nenne sie das zweite Krankheitsstadium, das also dadurch charakterisiert ist, dass die älteren Blätter schwarze Punkte und Ringe zeigen.

Das dritte Stadium findet man an den Blattstielen und Stengeln; diese bekommen knotenartige Verdickungen, die bisweilen krebsartig aussehen: anfangs grün, werden sie später schwarz. (Taf. VI, Fig. 2).

Die mikroskopische Untersuchung.

Wenn man die schwarzgrünen Flecken an jungen Blättern genau betrachtet, so haben sie schon unter der Lupe oder wohl selbst mit unbewaffnetem Auge ein samtartiges Aussehen: bei ältern Flecken is das Centrum oft gelb, während der Rand und die angrenzenden Blatteile samtartig sind. Dieses Aussehen wird verursacht durch eine grosse Menge von Hyphen und Konidien des die Krankheit erzeugenden Pilzes. Im innern Teil des Fleckes werden nur wenig Hyphen gefunden: auch um dem Fleck herum treten sie nur spärlich auf. Die Konidien heben sich aber

oft ziemlich weit vom Rande, noch ganz vereinzelt hervor.

Die Flecken treten, gleich nach der Infektion, als kleine durchsichtige Stellen hervor; erst wenn die Konidienträger die Epidermis durchbrechen, wird die Farbe dunkel; die kleinsten, schon schwarzen Flecken, die ich wahrgenommen habe, hatten 1 mm Durchmesser; je grösser sie werden desto unregelmässiger wird die Form; schliesslich findet man solche mit einem Durchmesser von 1 cm und mehr, aber dann treten meistens mehrere zusammen, sodass das ganze Blatt krank wird.

Die Konidienträger bohren durch die Epidermis, bisweilen treten sie durch die Spaltöffnungen aus. Sie entwickeln sich auf der Unterseite ebensowohl wie auf der Oberseite des Blattes; ich denke dass die Feuchtigkeitsverhältnisse hier den Ausschlag geben. Nur bei grosser Feuchtigkeit entwickeln sich die Sporen; diese Bedingung kann auf beiden Blattseiten erfüllt werden, weil die jungen *Hevea*blätter im Anfang schlaff niederhangen und so enge aneinander schliessen, dass sie oft durch Wassertropfen zusammenkleben.

Wenn man Querdurchschnitte durch das Blatt anfertigt, sieht man, dass die Hyphen intercellulär verlaufen (Taf. VII, Fig. 3); sie sind farblos, nur die austretenden Mycelfäden sind farbig, von hell bis dunkelbraun. Die Basis der Konidienträger ist oft ein wenig angeschwollen, sodass sie anscheinend auf einer Kugel stehen. (Taf. VII, Fig. 4).

In älteren Flecken nehmen die Hyphen eine dunklere Farbe an; sie werden stark septiert und fangen schliesslich an eine Art pseudoparenchymatisches Gewebe zu bilden, wie man am besten an Präparaten beobachten kann, die in Chloralhydrat aufgehellt sind.

Die Konidienträger stehen meistens senkrecht auf dem Substrat; sie sind 1-zellig; doch werden auch bisweilen 2-zellige gefunden.

Verzweigung tritt nicht auf; infolge des sympodialen Wachstums sehen die älteren aber knorrig aus. Wenn nämlich die erste Konidie akrogen gebildet ist, wächst der Träger seitwärts weiter, schnürt wieder eine Konidie ab und so fort. Nie habe ich beobachtet, dass die Sporen in Ketten gebildet werden.

Die Länge des Konidienträger wechselt von 40—70 μ, die Breite von 4—7 μ.

Die Sporen selbst sind sehr verschiedenartig gestaltet, auch die Grösse wechselt stark. Die allgemeine Form ist wohl lang elliptisch; wenn sie reif sind, sind sie 2-zellig und an beiden Enden abgestutzt; oft ist das freie Ende ein wenig breiter, sodass sie keulenförmig werden; daneben findet man auch solche, die birn- oder schuhsohlenförmig sind, oder gar ist das eine Ende in eine Spitze ausgezogen. (Taf. VII, Fig. 5).

Mehr als 2-zellige Sporen habe ich nie wahrgenommen. An der Stelle des Septums sind sie nie eingeschnürt. Sie messen in der Länge 30—55 μ, in der Breite 8—12 μ. Auf grund dieser Beschreibung meine ich, dass hier eine *Fusicladium*art vorliegt, die wohl dem *F. Crataegi* ganz nahe steht.

Die Beschreibung, welche Lindau in Rabenhorst, Kryptogamen Flora, Bd. I, 8 gibt, stimmt ziemlich gut mit der meinigen; doch unterscheidet sich *F. Crataegi* Aderh. dadurch, dass die Sporen kleiner und bei der Ansatzstelle des Septums eingeschnürt sind. Ich nenne also den *Hevea*pilz *Fusicladium macrosporum*, weil die Konidien zu den grössten gehören, welche in der Gattung gefunden werden.

Folgende Diagnose zeigt die Merkmale: *Fusicladium macrosporum* Kuyper nov. sp. Maculis amphigenis, olivaceis, tandem centro griseis; primo 3—10 mm diam., dein majoribus, forma irregulari, confluentibus hyphis in

maculis veteribus multiseptatis, pseudostroma formantibus; conidiophoris erumpentibus ex epidermide, unicellularibus, nonnunquam uniseptatis, basi subglobosa, 40—70 μ, 4—7 μ, bruneis, saepe sinuosis; conidiis acrogenis, ellipsoideis, utrinque obtusis, vel obclavato-piriformibus, formis irregularibus, 30—55 μ, 8—12 μ, dein uniseptatis, haud constrictis, umbrinis-bruneis. In foliis adultis fungus format pseudostroma, ex quo conidiophori et pycnidia oriuntur.

Habitat in Surinamo, foliis vivis *Heveae brasiliensis* et *guyanensis*.

Wenn man das zweite Stadium, also die schwarzen Körperchen an den ältern Blättern untersucht, so zeigt es sich, dass diese aus einem dunklen pseudoparenchymatischen Gewebe bestehen; oft findet man ringsum noch einzelne Hyphen, die, ganz wie im ersten Stadium, die Epidermis durchbrechen, und *Fusicladium*sporen bilden. Man kann an in Chloralhydrat aufgehellten Blattstückchen ziemlich lückenlos beobachten, wie das zuerst lockere Gewebe sich verdichtet, dunkel und stark septiert wird, um zuletzt sich einigermassen über die Oberfläche zu erheben und kleine Höcker zu bilden. (Taf. VII, Fig. 3). Die stromaartigen Gebilden tragen auch selbst noch die gewöhnlichen Konidien, aber auf den meisten bilden sich nach einiger Zeit Pycniden (Taf. VII, Fig. 6). Diese Pycniden stehen oft frei, oft, wenn die schwarzen Massen zusammenfliessen und zum Beispiel einen Ring um die Flecken bilden, stehen sie einigermassen in einem Stroma eingesenkt, doch niemals fand ich sie in dem Substrat gebildet.

Die Form ist kugelig mit kurzem wenig prononziertem Porus; sie werden ohne jedes Regelmass auf dem pseudoparenchymatischen Gewebe gebildet.

Das Sporen erzeugende Lager in den Pycniden ist ganz und gar verschieden von der schwarzen Hülle; es kommt

mir vor dass die Pycnosporen am Ende der Hyphen des Hymeniums gebildet würden; sie sind sehr klein, 5—6 μ auf 0.75—1 μ. (Taf. VII, Fig. 8).

Keimung konnte ich nicht beobachten, weder in Feuchtkammerkulturen noch auf starrem Nährboden. Es scheint mir, als wäre das schwarze Gewebe am besten als Pseudostroma zu bezeichnen; auch in den Diagnosen von *F. Crataegi* und *F. dendriticum* Wallz. ist von einem Pseudostroma die Rede; während bei *F. aronici* Sacc. angegeben wird, dass der Pilz mit einer Pycnidenform, wahrscheinlich einer *Phyllosticta*, zusammenhängen soll. [1])

An den Blattstielen und Zweigen, also im dritten Stadium, wurden nur Konidien, nie Pycniden gefunden. Das Mycel entwickelt sich hier sehr oberflächlich, und im Anfang nur intercellular. (Taf. VII, Fig. 7). Später, wenn mehrere Zellreihen abgestorben sind, wachsen die Hyphen kreuz und quer durch die Zellwände, sodass das ganze Gewebe durchwuchert wird.

Es scheint, dass das Mycel einen Reiz auf die unterliegenden Gewebeschichten ausübt, sodass diese sich einigermassen hypertrophisch entwickeln. Nur in den ganz oberflächlichen Schichten werden die Hyphen gefunden. Die verdickten Stellen enstehen dadurch, dass die Zellen des Bastteiles, speziell des Bastparenchyms sich vergrössern; der Bastring ist an diesen Stellen erheblich dicker als an den gesunden.

Hier folgen einige Masse, die von mir an erkrankten Zweigen festgestellt wurden.

Zweig n°. 1.

	Bast	Rinde
gesund	250 μ	195 μ
krank	600 „	190 „

1) Rabenhorst, Kryptogamen Flora, Bd. I, 8, S. 789.

Zweig n°. 2.

	Bast	Rinde
gesund	264 μ	190 μ
krank	550 „	200 „

Der Bast wurde gemessen vom Cambium bis zur Sklerenchymschicht, die auf der Grenze zwischen Bast und Rinde liegt, und einen sehr guten Ausgangspunkt für die Messung darstellt.

Die Zahlen für den gesunden Teil wurden gemessen direkt unter den erkrankten Partien.

Man sieht deutlich, dass die Anschwellung ganz auf Rechnung des Bastringes kommt.

Ich glaube ganz sicher auf das zusammengehören von Konidien und Pykniden schliessen zu dürfen, erstens weil auf denselben stromatischen Gewebspartien beide gefunden wurden, und zweitens die allmähliche Verdichtung des konidientragenden Mycels zum pseudostromatischen Gewebe beobachtet wurde. (Taf. VII, Fig. 4).

Kulturversuche.

Leider ist es mir nicht gelungen Reinkulturen des Pilzes darzustellen. Ich habe Versuche in dieser Richtung angestellt auf sehr verschiedenen Nährböden. Ich gebrauchte dazu verschiedenartig zusammengestellten anorganischen Nähragar, Kartoffelagar, gekochte und frische Kartoffelscheiben, Erbsenstengel, *Hevea*blätter und Zweigen, in verschiedener Weise sterilisiert. Mit keinem einzigen dieser Böden hatte ich auch nur den geringsten Erfolg, nur auf *Hevea*blättern habe ich bisweilen Keimung beobachtet. Die besten Resultate erzielte ich mit *Hevea*dekoktagar, in derselben keimten viele Sporen; sogar wurden verzweigte Keimschläuche gefunden, aber nach einiger Zeit stellte sich das Wachstum ein, und schliesslich starben die Hyphen ab.

Ich meine, dass die Schwierigkeit sich dadurch erklären lässt, dass das natürliche Substrat des Pilzes von sehr

eigentümlicher Zusammensetzung ist. Wie bekannt, enthalten fast alle grünen Teile der *Hevea* Blausäure; augenscheinlich ist es sehr schwierig einen Boden herzustellen, der die richtige Menge dieses giftigen Stoffes enthält.

Ich habe viele Versuche gemacht den Pilz zu kultivieren, weil ich hoffte in dieser Weise vielleicht eine höhere Fruktifikation finden zu können. Von einigen Autoren wird ja *Fusicladium* definiert als die Konidienform einer *Venturia*. Auch nach fleissigem Suchen habe ich niemals an Blättern oder Zweigen irgendetwas gefunden, was auf eine höhere Fruktifikationsform deutete.

Die Infektion kommt wahrscheinlich an ganz jungen Blättern zu stande; nur bei diesen gelang die künstliche Infektion mit Konidien, die in Wasser verteilt auf die Pflanzen gebracht wurden.

In der Natur werden besonders die Drüsen am Fuss der Blättchen sehr leicht angesteckt.

VORKOMMEN DES FUSICLADIUMS; SCHADEN DURCH DENSELBEN VERURSACHT.

Die Krankheit wird überall in Surinam gefunden; sie scheint eine einheimische zu sein, denn nicht nur auf den Plantagen, sondern auch auf jungen Pflanzen, vom Forstwesen mitten im Urwalde aufgezogen, wurde sie wahrgenommen.

Hevea brasiliensis und *guyanensis* werden beide von dieser Krankheit befallen; nirgendwo in der Litteratur fand ich sie beschrieben [1], während doch gegenwärtig *Hevea* über die ganze Welt so sehr das Interesse der Botaniker an sich gezogen hat.

---

1) Die von Dr. Bernard im Bulletin XII du Département de l'Agriculture aux Indes Néerlandaises beschriebene *Fusicladium*-krankheit zeigt ganz andere Symptome.

Wie im Anfang schon gesagt worden ist, werden besonders die Zuchtbeete oft stark vom Pilz ergriffen. Das Auftreten ist sehr unregelmässig, was wohl darin seine Ursache haben mag, dass die *Hevea*bäume jährlich zweimal ihre Blätter wechseln. Man beobachtet oft, dass schwer erkrankte Pflänzchen nach einer Blattfallperiode ganz gesunde Sprosse hervorbringen. Deshalb ist auch der verursachte Schaden sehr gering; doch sterben oft schwächere Pflänzchen und auch ältere Bäume (6-jährig) wurden beobachtet, die den wiederholten Angriffen zuletzt unterlagen. Es sind aber immer die schwächeren Exemplare, die zu Grunde gehen; wahrscheinlich erfolgt das Absterben durch sekundäre Parasiten.

Zumal die Blätter im zweiten Stadium bilden oft eine Infektionsquelle für ihre Umgebung. Bespritzung mit Bordeauscher Brühe wird zweifellos einen Teil der Sporen töten; doch hatte sie keinen grossen sichtbaren Erfolg.

Wenn ältere Bäume immer wieder erkranken, wird man am besten tun sie umzuhauen, und, wo möglich, neue, kräftige Pflänzchen an ihre Stelle zu setzen.

Auf den Zuchtbeeten soll man die Zweiglein und Stengelspitzen, die das dritte Stadium zeigen, entfernen.

Da Feuchtigkeit sehr günstig auf die Konidienbildung wirkt, soll man die jungen Bäumchen nicht zu enge pflanzen und nicht länger, als durchaus nötig ist, auf den Beeten halten.

Paramaribo, August 1911.

FIGURENERKLÄRUNG.

Die Zeichnungen sind angefertigt mit dem Zeichenprisma nach Zeiss.

Tafel VI.

Fig. 1. Blätter, die das zweite Krankheitsstadium zeigen.

Fig. 2. Äste mit krebsartigen Stellen bei ×.
Die Blätter auf dieser Photographie sind im ersten Stadium, schwer vom Pilz befallen.

Tafel VII.

Fig. 3. Schnitt aus einem Blatte mit intercellular verlaufenden Hyphen. (Vergr. 736).

Fig. 4. Teil eines in Chloralhydrat aufgehellten Blattes. (Vergr. 192).
a. Umrisse der Epidermiszellen.
b. Anschwellung am Fuss eines Konidienträgers.

Fig. 5. Verschiedene Konidienformen. (Vergr. 192).
Bei *a* ein zweizelliger Konidienträger.

Fig. 6. Pseudostroma mit Pykniden und Konidien. (Vergr. 192).

Fig. 7. Intercellulare Entwicklung des Mycels am primären Blattstiel. (Vergr. 320).

Fig. 8. Pyknosporen. (Vergr. 736).

Index alphabétique

par

R. DE BOER.

A.

Acer Negundo L. 314, 315, 316.
Adiantum Capillus Veneris L. 310.
Aegeria uniformis 39.
Aegyptischer Lein 206—226, 238—283.
Aegyptischer Lein × Lin. angustifolium 207, 212, 213, 247, 261.
Aegyptischer Lein × Lin. crepitans 207, 224, 254.
Aegyptischer Lein × gewöhnlicher Lein 219, 220, 222, 251, 264.
Aesculus hippocastanum L. 313. 317, 319, 320, 331.
Allium 292, 300.
Allium cepa 294, 298.
Alnus glutinosa 302, 320.
Amanita muscaria Fr. 308.
Amaryllideen 186.
Ambrosia-Gallen 24.
André (G.) 316, 319.
Anemone nemorosa L. 110, 312.
Anthemis cotula L. 127, 178.
Aphidengallen 41.
Appel (O.) 42.
Arabis alpina L. 312.
Argemone 260.
Arnaud 63.
Aroideen 97, 100, 105.
Arum italicum 100.
Asclepiadaceen 186.
Asher (L.) 289.
Aso (K.) 308.
Aspergillus 309.
Aspergillus Oryzae 308.
Aster prenanthoides 110, 113.
Aster trinervis R. var. congestus Fr. et S. 113.
Attema (J. J.) 89.
Aulax-Galle 33, 39.
Autenrieth (W.) 291.
Avena 311.

B.

Bacillus fluorescens 304.
Bacillus pyocyaneus 304.
Bacteria 304.
Bambusa 312.
Bary (de) 337, 342, 349, 357.
Bastardierung (Merkmale bei der) 201.
Bateson 229.

Baur 333.
Beauveri 338.
Becquerel (P.) 70.
Benecke (W.) 302—309.
Bernard 378.
Bernheim (R.) 291.
Berthelot 308, 317.
Betula alba 318, 319.
Beyerinck (M. W.) 1, 33.
Blaringhem (L.) 57.
Bohnen 245.
Bokorny (Th.) 306, 309.
Boletus edulis Bull. 308.
Bonnier (G.) 30.
Boorsma 103, 107.
Boulger 338.
Bouton (A.) 316.
Breynia racemosa 43.
Bruijker (de) 109—112, 119.
Bryophyllum calycinum 187, 193, 199.
Bryophyllum crenatum Baker 187—193, 199.
Bryopsis plumosa Kütz 294, 300, 306, 307.
Buder 334—338.
Bürgerstein (A.) 315.
Burkill 110.
Büsgen 42.
Bussy (de) 28.

C.

Cacteen 186.
Caladium 100.
Calendula arvensis L. 130, 132, 179.
Calliopsis bicolor 119.
Callithamnion corymbosum Ag. 294, 302, 307.
Cantharellus cibarius 308.
Celtis reticulosa Miq. 103.
Centaurea cyanus 109, 110.
Ceramium rubrum 294, 303, 307.
Ceutorrhynchus atonius Boh. 36.
Chamberlain 187.
Characeae 307.
Chlorophyceae 306.
Chrysanthemum carinatum 109, 110.
Chrysanthemum leucanthemum 109.
Church (A. H.) 313, 314, 315.
Chytridiaceae 308.
Citrus decumana Murr. 100, 102.
Cladophora 291, 297, 302, 306.
Coccinea cordifolia Cogn. 24.
Commelina communis 36, 39.
Conferva 306.
Conjugatae 306.
Correns 110, 138, 149, 154, 155, 230, 260.
Cosmos hybridus 121.
Cosmos sulphureus Cav. 119.
Cotyledon gibbiflora Moç Iesse 187, 188, 195—199.
Councler 316.
Crassulaceen (Entw. der Samenknospe) 182—189, 195—200.
Crassula cordata Ait. Hort. Kew. 187, 188, 194, 199.
Crocus vernus 294, 298, 320, 321.
Crotalaria Saltiana (Galle auf) 16, 38, 43, 44, 55.
Cryptogamen 302.
Cucurbita Pepo L. 312, 318.

Cuscuta epithymum 315.
Cuscuta europaea 315.
Cyanophyceae 298, 304, 305, 309, 321, 330.
Cynipiden 1.
Cynipidengallen 33, 34, 41.
Cytisus Adami (Bau de Holzes) 333—335, 339, 353—356, 361—364, 368.
Cytisus Laburnum (Bau des Holzes) 318, 333—348, 361—368.
Cytisus purpureus (Bau des Holzes) 333, 334, 335, 346, 347, 356—368.
Czapek 63, 107, 303, 310—313.

D.

Doube (W.) 318.
Deleano (N. F.) 317.
Diatomeae 306.
Dimorphotheca pluvialis 110, 113, 135, 138, 144, 149, 153—156, 164, 174, 176.
Dipsacan 369.
Dipsaceae 369, 370.
Docters van Leeuwen—Reijnvaan 1, 2, 3, 17, 36, 42, 43, 47.
Drost 371.
Dunstan 103, 107.

E.

East 311.
Echeveria 185, 186.
Ehrlich 107.
Ellinger 105, 106, 107.
Elodea 328.
Elst (P. v. d.) 183, 186.
Engler 338.
Equisetum arvense 298.
Ervum hirsutum 89.
Erythrina lithosperma 42, 43, 44.
Eumycetes 308.
Evernia prunastri Ach. 309.

F.

Faba vulgaris 317.
Fagus sylvatica 318.
Famintzin 303.
Festuca spec. 303.
Ficus elastica 301.
Flagellata 305.
Florideen 291.
Fritsch (R.) 308.
Fruhwirth 317.
Fuchs 338.
Fucus nodosus 307.
Fucus serratus L. 307.
Fucus vesiculosus 307.
Fuligo 306.
Fusicladium 371.

G.

Gallen 1.
Gaunersdorfer 337.
Geerts 94.
Generationsorgane (Kaliumgehalt in) 320.
Gerber 1.

Geutzen 105, 106.
Gewöhnlicher Lein 206—209, 224, 239—283.
Gewöhnlicher Lein × ägyptischer Lein 207.
Gewöhnlicher Lein × Linum angustifolium 207, 217, 218, 250, 263.
Gewöhnlicher Lein × Linum crepitans 207.
Gilbert (H.) 291.
Gnentzsch 337.
Godlewski 316.
Goedhart 293.
Gomphonema 306.
Goodeniaceae 369.
Goppelsroeder (Fr.) 59, 63.
Grafe (V.) 325, 328.
Grandeau (H.) 316.
Grapholita subrufillana Sn. 16, 52.
Gross (J.) 244, 245.

H.

Haberlandt 322, 338.
Hafer 243.
Hartig (R.) 338.
Hassack 325.
Hedera Helix 314.
Heinrich (R.) 308.
Heinsius 293.
Helianthus annuus 108, 320.
Hellblaublühender × weissblühender gewöhnlicher Lein 265.
Henslow 315.
Hesse 98, 103, 107.
Heterocontae 306.
Heveablattkrankheit 371.
Hevea brasiliensis 378.
Hevea guyanensis 378.
Hieracium 1, 33.
Hieronymus 1.
Hildebrand 63.
Holfert (J.) 89.
Honing (J. A.) 57, 65.
Hopkins 311.
Hornberger (R.) 319.
Houard (C.) 2, 4, 35, 36.
Hubert (d') 185, 186.
Humulus lupulus 317.
Hyacinthus orientalis 294.
Hydrocharis 312.
Hydrocharis morsus ranae 294, 296.
Hymenomycetes 308.
Hypochoeris radicata 39.

I.

Ilex aquifolium 314.
Indol 97.
Indoloide Düfte 97.
Isosoma graminicola 33.

J.

Janssonius (H. H.) 333, 335.
Jasmin 98.
Jasminum Samba 99, 102.
Johannsen (W.) 202, 211, 229, 245.
Jönsson (Bengt) 337.
Jost (L.) 329.
Juglans regia 319, 320.

K.

Kalanchoe glandulosa Hochst 187. 188, 194, 199.
Kalium (Funktion in der Pflanze) 289, 290, 321.
Kalium (in den Phanerogamen) 310.
Kalium (in den Thallophyten) 304.
Kalium (in der Zelle) 294.
Kallus 1.
Kayser 89.
Kerner 97.
Klebs (G.) 306, 325.
Knuth 97, 107.
Koch (L.) 184.
Kohl (F. G.) 58, 63, 315.
König (J.) 82.
Koninck (L. L. de) 289.
Koningsberger (J. C.) 29.
Koriba 113.
Korschelt 322.
Kraus 100, 101, 107.
Krieg (A.) 50.
Kuiper (J.) 371.
Küster (E.) 34, 41, 49, 50.

L.

Laburnum anagyroides 337.
Lacouture (Ch.) 260.
Laminaria digitata Lam. 307.
Lang (A.) 244, 245.
Laubert 338.
Laya platyglossa 135, 137, 144, 153-157, 161, 166-169, 172, 178.
Leclerc de Sablon 30.
Lemna 312.
Lepidium sativum L. 296, 312, 322.
Lichenes 309.
Licmophora 306.
Liebert (F.) 293.
Liebig 324.
Liliaceen 186.
Linum angustifolium 203—212, 238—251, 258—283.
Linum angustifolium × ägypt. Lein 275.
Linum angustifolium × gewöhnl. Lein 276.
Linum austriacum 206.
Linum crepitans Böningh 203-207, 224-227, 239, 246, 255, 270-283.
Linum crepitans × ägypt. Lein 225, 226, 270, 278.
Linum crepitans × gewöhnl. Lein 274.
Linum narbonense 206.
Linum perenne 206.
Linum usitatissimum L. 203.
Lipara lucens-Gallen 33.
Lita (Gelechia) solanella Boisd. 28.
Löb (W.) 327.
Lodewijks (J. A.) 28, 50.
Loeb 323.
Loew (O.) 304, 328.
Lonay (H.) 89.
Lupinus 312.
Lupinus albus 317.

M.

Macallum (A. B.) 289, 290—294, 297, 300, 305, 308.
Macfarlane 333—338.
Mac Leod 109, 110, 112, 118.
Marchantia polymorpha L. 300, 310.
Markgallen 1.
Massart (J.) 50.
Mathieu—Fliche 338.
Melampodium divaricatum D.C. 117, 119.
Melothria perpusilla Cogn. 24.
Mendelkreuzungen 229, 265.
Mesembryanthemum 317.
Mittelstädt 324.
Mnium hornum L. 300, 310.
Moeller 337.
Molisch (H.) 306, 309, 325, 337.
Moll, (J. W.) 383, 335.
Momordica charantia L. 24.
Monotropa hypopitis L. 316, 320.
Morinaceae 370.
Morina longifolia Wall. 370.
Müller (N. J. C.) 337.
Murraya exotica L. 100, 102.
Murraya Sumatrana Roxb. 100.
Mycoderma vini 309.
Myrica Gale 302, 320.
Myxomycetes 306.

N.

Narcissus poeticus 299, 320.
Navicula 306.
Nectria cinnabarina Tode 308.
Neger 24.
Nematusgallen 41.
Nicotiana 43.
Nicotianagalle 37.
Nicotiana Tabacum L. 28, 296.
Nieuwenhuis-von Uexküll—Güldenband 108.
Nilsson (N. Hjalmar) 89.
Nilsson—Ehle (H.) 202, 203, 243.
Nitella 294, 300, 307.
Noctiluca miliaris 293, 294, 297, 300, 305.
Nördlinger 337.

O.

Oberthür (R.) 260.
Oenothera 51, 57, 59.
Oenothera biennis L. 62, 66, 67, 68, 96.
Oenothera biennis „Chicago" d. V. 62.
Oenothera blanda 66—71, 78—81, 87, 88, 92—96.
Oenothera blanda × Lamarckiana 66, 69.
Oenothera campylocarpa grandifl. 60—62.
Oenothera cruciata 62.
Oenothera Drummondi 62.
Oenothera Drummondi nana 60, 62.
Oenothera Drummondi nana alba 60, 62.
Oenothera—Früchte und Samen 65.
Oenothera gigas d. V. 62.

Oenothera Lamarckiana Ser. 62, 66—72, 75, 78—96.
Oenothera Lamarckiana × biennis 66, 67, 69, 79.
Oenothera Lamarckiana × biennis sulph. 66, 69.
Oenothera macrocarpa 62.
Oenothera missouriensis Sims. 62.
Oenothera muricata 62, 66, 79, 96.
Oenothera muricata × Lamarck. laeta 66, 67, 68, 70, 75, 79, 82.
Oenothera muricata × Lamarck. velutina 66, 69, 74, 76, 79.
Oenothera rubrinervis d. V. 62, 66—69, 71, 81, 82, 84, 85, 87, 88, 92, 94, 96.
Oenothera Sellowi 61, 62.
Oenothera speciosa Nutt. 62.
Oleaceen 105.
Olea europaea 318.
Oscillaria 292, 298, 304.
Osmunda regalis 310.
Osterhout 323, 324.
Osterwalder 199.

P.

Palladin 316.
Panisset 107.
Papaver 317.
Papilionaceen 89, 92.
Péchontre 197.
Penicillium crustaceum L. 308.
Peridinae 306.
Pfeffer 304, 317.
Phaeophyceae 307.
Phanerogamen (Kaliumgehalt in den) 310, 331.
Philodendron 100, 101.
Pholiota praecox 308.
Phycomycetes 308.
Piccioli 338.
Pilayella littoralis Kj. 307.
Pinus sylvestris 302, 320.
Pirus communis 199.
Pirus malus 199.
Planta (v.) 303.
Podostemaceen 182, 183, 195—200.
Polygonum sacchalinense 317.
Polyporus fomentarius L. 308.
Polysiphonia violacea Grev. 303, 307.
Porcher 107.
Porphyra laciniata Ag. 302, 307.
Potamogeton lucens L. 312.
Potentilla reptans 38.
Potter 364.
Prantl 63, 338.
Primula elatior 109, 110, 160.
Przybytek (S.) 303.
Pteris serrulata L. 310.

Q.

Quercus 303.
Quercus Robur 318.
Quercus rubra 314.

R.

Ramalina calicaris Hffm. 309.
Ramularia 371.
Ranunculus arvensis 110.
Ranunculus bulbosus 121.
Ranunculus ficaria 110.
Reinke (J.) 306.
Rhizopus nigricans Ehrb. 308.
Rhode 106.
Rhodophyceae 307.
Ricinus 312.
Ricinus communis 300.
Rochea coccinea D.C. 187, 188, 194, 199.
Rodewald 78, 306.
Rombach (Sara) 182.
Rosaceen 196, 198, 200.
Rutaceen 105.

S.

Sablon (Leclerc de) 30.
Saccardo (P. A.) 260.
Salix 319.
Salix grandiflora 41.
Sanvitalia procumbens 143, 148, 153, 155, 156, 161, 166, 168, 171, 172, 178, 179.
Saupe 334, 337.
Saxifragaceen 183.
Scaevola-arten 369.
Schimmel 107.
Schimper 63, 322.
Schliesslein 203.
Schoorl (N.) 291.
Schoute (J. C.) 78.
Schouten (S. R.) 66.
Schröder (J.) 303, 312, 319.
Schültz (J.) 316.
Schulze (B.) 316.
Sedum 185, 198, 199.
Sedum Aizoon 184.
Sedum calabricum Tenore 187, 188, 193, 195, 199.
Seissl 317.
Selaginella 310.
Sempervivum 185, 186.
Sempervivum annuum C. Cm. 187, 188, 194, 199.
Senecio 119.
Shibata (K.) 312.
Shull 110, 111.
Simon (S.) 43.
Sisymbrium Thalianum Gay 36.
Skatol 97, 103.
Skrzipietz 1.
Smith 311.
Sokoloff (N.) 308.
Solanum tuberosum 294.
Solereder 338.
Sphagnum cymbifolium Ehrh. 310.
Spiro (K.) 289.
Spirogyra 290, 292, 294, 299, 301, 306, 317, 326, 331.
Springlein 203.
Steensma 104, 107.
Stellaria media 110.
Stephania discolor Spreng. 3, 5, 40, 41, 54.
Stoklasa 325, 326, 327.
Stomps (Th. J.) 323.
Strahlblüten der Kompositen 108.

T.

Tammes (Tine) 201, 203, 206, 210, 369.
Taraxacum 51.
Ternstroemiaceen 105.
Thallophyten 304, 309.
Thil 338.
Tieghem (van) 315 370.
Tilia parvifolia 318.
Tower 109, 111.
Trifolium pratense 315.
Triticum 33, 312.
Tropaeolum majus 317.
Tryptophan 105, 106.
Tschirch 63.
Tubeuf 316.
Tulipa 294, 297, 298, 304, 312, 320, 321.

V.

Valerianaceae 370.
Vaucheria 306, 307.
Vayssière 1.
Verschaffelt 99, 107.
Vicia Faba 316.
Viscum album 315, 316.
Vries (Hugo de) 57, 110, 113 121, 229, 260.

W.

Weber (R.) 316, 318.
Weehuizen (F.) 97, 107.
Weevers (Th.) 290, 329.
Wehmer 317.
Weigelt 323.
Weisse 108, 113, 154.
Weizen 243.
Went (F. A. F. C.) 182.
Wiesner 338.
Wijsman (H. P.) 296.
Wilfarth 324.
Wimmer 324.
Winkler (F.) 46.
Winkler (H.) 333.
Winogradsky 309.
Wolf 320.
Wolff, 307, 310.

X.

β Xantophyll 57—62.

Y.

Yule 110.

Z.

Zdobnicky 327.
Zea Mays 318.
Zielstorff 317.
Zijlstra 342, 349, 350, 357.
Zinnia Haageana Rgl. 121, 126.
Zinnia tenuiflora Jacq. 124, 178.

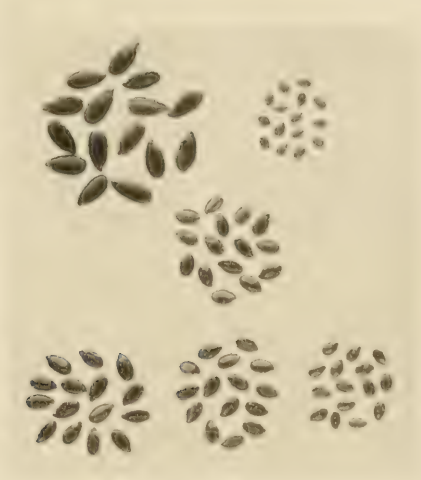
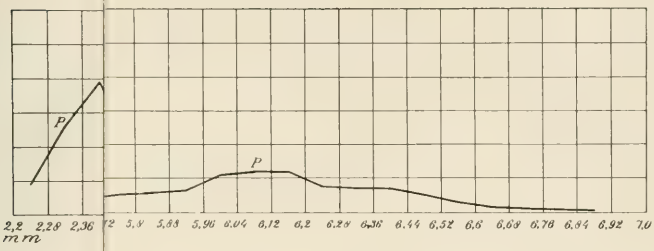
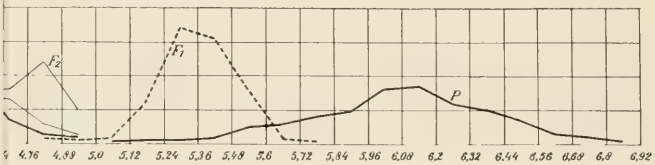


Fig. 1.

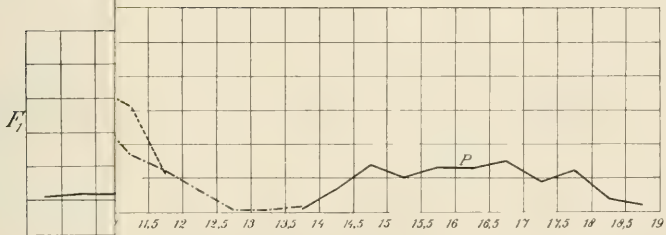
Fig. 2.

J. Veenhoff, ph

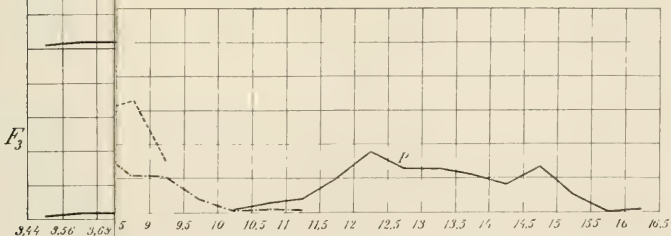




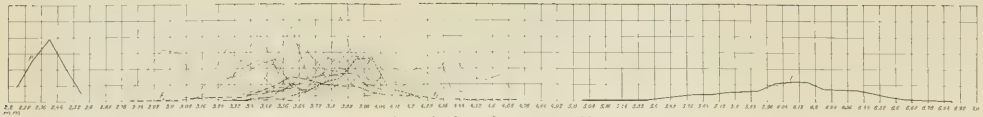
4 Ägyptischer Lein ~ Linum crepitans.
Samenlänge.



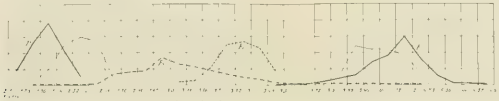
scher Lein × Linum angustifolium.
Länge des Blumenblattes.



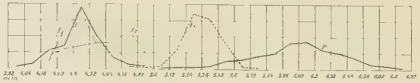
r Lein × Linum angustifolium.
eite des Blumenblattes.



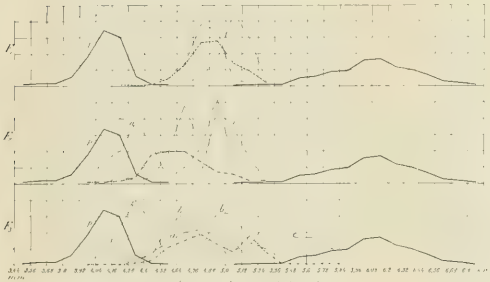
1. Ägyptischer Lein × Linum angustifolium.
Samenlänge



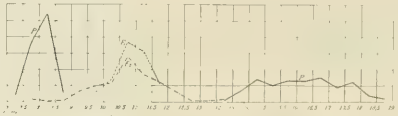
2. Gewöhnlicher Lein × Linum angustifolium
Samenlänge



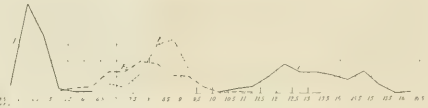
4. Ägyptischer Lein × Linum creptans
Samenlänge.



7. Ägyptischer Lein × gewöhnlicher Lein
Samenlänge

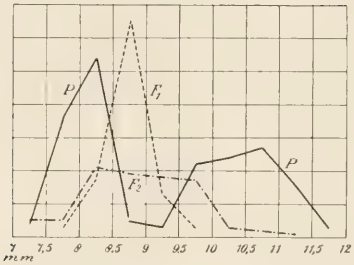


5. Ägyptischer Lein × Linum angustifolium
Länge der Blumenblätter

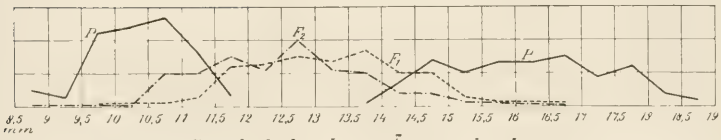


6. Ägyptischer Lein × Linum angustifolium
Breite der Blumenblätter

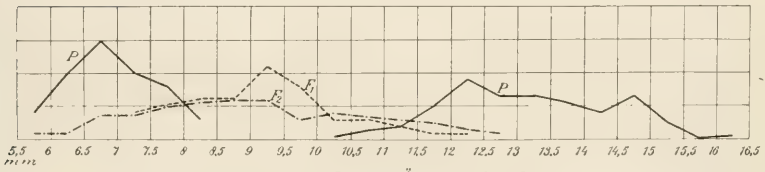
L. van Wijk del.



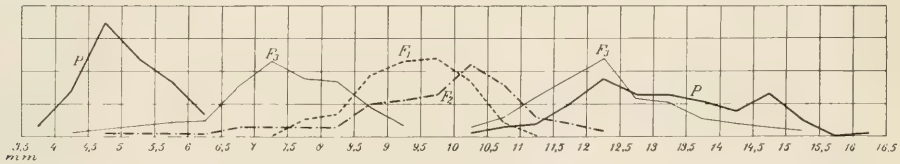
7. Gewöhnlicher Lein × Linum angustifolium.
Länge des Blumenblattes.



8. Gewöhnlicher Lein ~ Ägyptischer Lein.
Länge des Blumenblattes.



9. Gewöhnlicher Lein ~ Ägyptischer Lein.
Breite des Blumenblattes.

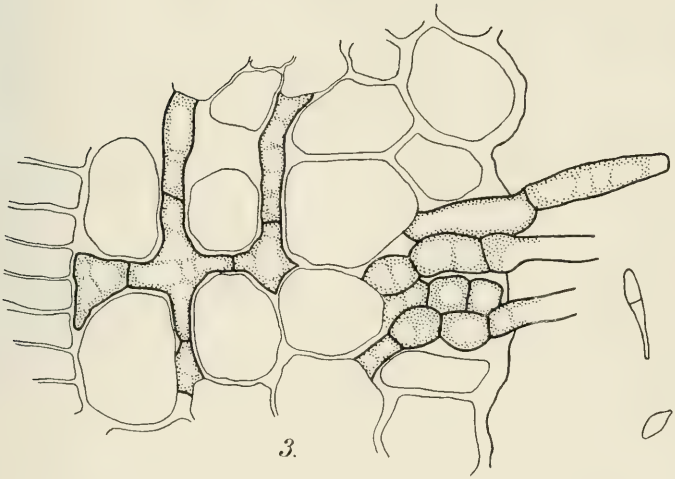


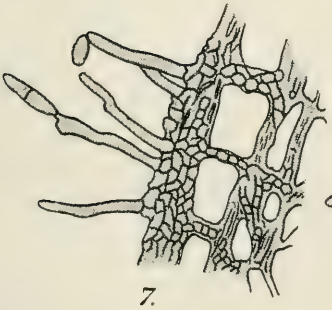
10. Linum crepitans ~ Ägyptischer Lein
Breite des Blumenblattes.

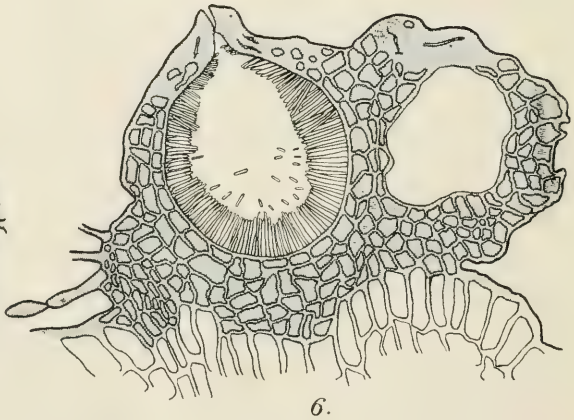
L. J van Wolde del.

1.

2.







J. Kuyper del. L. J. van Wolde.

SOMMAIRE.

Articles:

TINE TAMMES. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit Tafel III bis V 201

TH. WEEVERS. Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze 280

H. H. JANSSONIUS und J. W. MOLL. Der anatomische Bau des Holzes der Pfropfhybride *Cytisus Adami* und ihrer Komponente. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit 6 Figuren im Text 333

TINE TAMMES. Notiz über das Vorkommen von Dipsacan bei den *Dipsaceae*. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen 369

J. KUYPER. Eine *Hevea*blattkrankheit in Surinam. Mit Tafel VI und VII 371

R. DE BOER. Index alphabétique 381

SOMMAIRE.

Articles.

W. und J. Docters van Leeuwen—Reijnvaan. Beiträge zur Kenntniss der Gallen von Java. 3. Ueber die Entwicklung und Anatomie einiger Markgallen und über Kallus. Mit Fig. 1—6 im Text und Fig. 7—22 auf Tafel I 1

J. A. Honing. Das β-Xantophyll als Blütenfarbstoff in der Gattung *Oenothera*. Mit Tafel II 57

J. A. Honing. Untersuchungen an *Oenothera*-Früchten und Samen. Mit 2 Figuren im Text 65

F. Weehuizen. Über indoloide Düfte 97

M. Nieuwenhuis — von Uexküll-Güldenband. Die Periodizität in der Ausbildung der Strahlblüten bei den *Kompositen*. Mit 23 Figuren im Text 108

Sara Rombach. Die Entwicklung der Samenknospe bei den *Crassulaceen*. Mit 10 Figuren im Text. 182

Tine Tammes. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit Tafel III bis V 201

Th. Weevers. Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze 289

H. H. Janssonius und J. W. Moll. Der anatomische Bau des Holzes der Pfropfhybride *Cytisus Adami* und ihrer Komponente. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen. Mit 6 Figuren im Text 333

Tine Tammes. Notiz über das Vorkommen von Dipsacan bei den *Dipsaceae*. Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen 369

J. Kuyper. Eine *Hevea*blattkrankheit in Surinam. Mit Tafel VI und VII 371

R. de Boer. Index alphabétique 381

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 2906